

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Martina Šretrová

Potravní ekologie sladkovodních ploštic (Heteroptera: Nepomorpha)
Feeding ecology of freshwater Heteroptera (Nepomorpha)

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Veronika Sacherová, Ph.D.

Praha, 2019

Charles University
Faculty of Science

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 11. 1. 2019

Poděkování

Moje největší poděkování patří vedoucí práce RNDr. Veronice Sacherové, Ph.D. za trpělivost a ochotnou pomoc.

Ráda bych poděkovala také rodině a přátelům za to, že vždy podporovali má rozhodnutí.

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zaměřuje na ploštice ze skupiny Nepomorpha žijící ve sladkých vodách, konkrétně na čeledi a jejich nejběžnější zástupce, které nalézáme v České republice. Hlavním tématem této práce je zmapování potravních ekologií, které vodní ploštice využívají. Lze u nich pozorovat různé způsoby obživy, jako je fytofagie, masožravost a omnivorie. Nejdůležitější strategií, kterou využívá většina vodních ploštic, je predace. S tímto chováním se pojí morfologické adaptace, jako modifikace ústního ústrojí a předních končetin. Dále jsou v práci podrobněji popsány způsoby získávání a zpracovávání kořisti. Speciální kapitola je pak věnována čeledi Corixidae, která se od ostatních liší morfologicky i ekologicky. V neposlední řadě je zde diskutován význam dravých ploštic v ekosystému.

Klíčová slova

Nepomorpha, potravní ekologie, predace, ústní ústrojí, vodní ploštice

Abstract

This bachelor thesis focuses on the aquatic Nepomorpha living in freshwater, especially on the most common representatives from families, which we can find in the Czech Republic. The main theme of this work is the mapping of the feeding ecology of water-bugs. Various feeding strategies can be observed, such as phytophagy, carnivory and omnivory. The most important strategy used by most water-bugs is predation. This behavior is related to morphological adaptations, such as modifications of the mouthparts and forelegs. Ways of obtaining and processing prey are described in detail. A special chapter is dedicated to the Corixidae family, which differs morphologically. Also the importance of predatory water bugs in the ecosystem is discussed here.

Key words

Nepomorpha, feeding ecology, predation, mouthparts, water-bugs

Obsah

Úvod	1
1 Hemiptera	2
2 Heteroptera	2
3 Nepomorpha	2
3.1 Fylogeneze	3
3.2 Skupiny a zástupci	4
3.2.1 Nepidae (Splešťulovití)	4
3.2.2 Corixidae (Klešťankovití)	4
3.2.3 Micronectidae	5
3.2.4 Naucoridae (Bodulovití)	6
3.2.5 Aphelocheiridae (Hlubenkovití)	6
3.2.6 Notonectidae (Znakoplavkovití)	7
3.2.7 Pleidae (Člunovkovití)	7
4 Adaptace pro dravý způsob života	8
4.1 Ústní ústrojí	8
4.1.1 Vnitřní morfologie	9
4.2 Končetiny	13
5. Potravní ekologie	16
5.1 Ancestrální způsob obživy	16
5.2 Predátoři z infrařádu Nepomorpha	16
5.3 Corixidae a Micronectidae	19
5.4 Zpracování kořisti a trávení	23
6. Role dravých ploštic v ekosystému	25
6.1 Druh kořisti	25
6.2 Vliv na populace kořisti	27
6.3 Nepomorpha jako vrcholoví predátoři	28
Závěr	31
Použitá Literatura	32

Úvod

Tato bakalářská práce se zaměřuje na ploštice ze skupiny Nepomorpha žijící ve sladkých vodách. Na počátku je infrařád Nepomorpha fylogeneticky zařazen a jsou určeny vztahy mezi příbuznými skupinami. Dále jsou vymezeny čeledi vodních ploštic, kterými se práce bude zabývat. Jedná se o skupiny a jejich nejběžnější zástupce, které nalézáme v České republice.

Hlavním tématem této práce je zmapování potravních ekologií, které vodní ploštice využívají. Lze u nich pozorovat různé způsoby obživy, jako je fytofagie, masožravost a omnivorie. S tím se pojí i rozdílné strategie, jak ploštice svou potravu získávají. K tomu, aby se u zástupců této skupiny mohlo vyskytovat více rozličných strategií, jim napomáhá bodavě-savé ústní ústrojí, které najdeme u nich a u jejich blízkých příbuzných. Protože se vodní ploštice nejčastěji živí predací, popisuje tato práce převážně ty zástupce, kteří ji upřednostňují. S touto strategií se pojí mnoho přizpůsobení, které jsou detailně rozepsány v dílčích kapitolách. Jednou z nejdůležitějších adaptací jsou speciální modifikace jejich ústního ústrojí, které jim napomáhají při zpracování kořisti. Stejně tak je pro predaci důležitá schopnost chycení a udržení kořisti, k čemuž napomáhají ideálně přizpůsobené přední končetiny. Následující části práce se věnují přímo predátorům a způsobům, jakými svou kořist získávají a jak ji zpracovávají. Zvláštní kapitola je pak věnována čeledi Corixidae, protože její zástupci se výrazně odlišují od ostatních čeledí ze skupiny Nepomorpha. Některé druhy z čeledi Corixidae totiž patří mezi ty, které se živí fytofágně a omnivorně. Následující kapitoly se věnují jejich vlivu na ekosystém vzhledem k tomu, že v potravních sítích mají jednu z nejdůležitějších rolí. Jsou totiž velmi významnými dravci ve sladkovodních společenstvech a v případě nepřítomnosti svých vlastních predátorů, tedy ryb, se mohou sami stát vrcholovými predátory.

Vzhledem k tomu, že na téma způsobu obživy u nás zastoupených sladkovodních ploštic nebyla vytvořena žádná komplexní práce, ráda bych v této literární rešerši poskytla ucelené informace o jejich potravních preferencích. Hlavním cílem je tedy shrnutí poznatků o potravní ekologii těchto ploštic, hlavně dravců, a zhodnocení kde a za jakých okolností se vodní ploštice mohou stát vrcholovými predátory

1 Hemiptera

Řád Hemiptera (polokřídli) zahrnuje dva podřády – Heteroptera (Ploštice) a Homoptera (Stejnokřídli). Podřád Heteroptera zahrnuje především suchozemské skupiny (infrařády Dipsocoromorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha, a Pentatomomorpha), ale i skupiny žijící na vodní hladině (infrařád Gerromorpha) a pod vodní hladinou (infrařád Nepomorpha) (Protić 2011). Parafyletický podřád Homoptera zahrnuje Sternorrhyncha (mšicosaví), Auchenorrhyncha (křísi) a Coleorrhyncha.

Podle Goodchilda (1966) by měl být hmyz z řádu Hemiptera hodnocen jako jeden z nejúspěšnějších. Důvodem je obrovský počet druhů, které byly schopné obsadit různé suchozemské i vodní ekologické niky. Jejich evoluce totiž trvala zhruba 300 milionů let. Historická radiace hemipterního hmyzu koreluje se vznikem kvetoucích rostlin, a tak se nabízí vysvětlení, že šlo o jejich koevoluci. Klíčové změny však souvisí s diverzitou potravních strategií a také se vstupem některých skupin do vodního prostředí (Li et al. 2017).

2 Heteroptera

Ze skupiny hmyzu s nedokonalou proměnou mají ploštice největší diverzitu (Schuh a Slater 1996). Obsahují přes čtyřicet dva tisíc druhů (Weirauch et al. 2018) a stále jsou popisovány nové (Protić 2011). Jsou rozšířené po celém světě kromě Antarktidy (Schuh a Slater 1996). Obsazují různé habitaty, najdeme je v suchozemském i vodním prostředí. Najdeme mezi nimi parazity, ale stejně tak i skupiny, které žijí symbioticky s jinými druhy hmyzu. Ploštice mají bodavě savé ústní ústrojí a jsou specializované na široké spektrum potravy (Weirauch et al. 2018). Nejčastějším způsobem obživy je fytofagie (Schuh a Slater 1995). Některé jsou dravé a živí se na jiných členovcích, případně i obratlovcích. Jiné jsou mycetofágní, nebo dokonce hematofágní (Weirauch et al. 2018).

3 Nepomorpha

Jedná se o pravé vodní ploštice, které se vyskytují pod vodní hladinou. Ekologicky jsou pravděpodobně nejvýznamnějším litorálním hmyzem, přestože brouci jsou početnější. Ne všechny čeledi jsou čistě akvatické, najdeme i takové, které žijí pouze ve vlhkém prostředí (Hutchinson 1993). Poprvé byla tato skupina zaznamenána v 19. století a dnes je popsáno okolo 2400 druhů rozdělených do 11–13 čeledí v závislosti na způsobu klasifikace (Weirauch et al. 2018). Společným znakem zástupců z infrařádu Nepomorpha, ke kterému došlo díky

přizpůsobení vodnímu prostředí, je redukce tykadel (Brozek 2014b). Vyznačují se zkrácením tykadel, která jsou při dorzálním pohledu schovaná za velkým, dobře vyvinutým okem (Nieser 2002). Proto se také tato čeleď dříve nazývala *Cryptocerata* neboli skrytorozí. Ve všech čeledích nacházíme zástupce živící se predací (Papáček 2001), ale není to jediná potravní strategie, kterou vodní ploštice mohou využívat.

3.1 Fylogeneze

V rámci infrařádu *Nepomorpha* jsou příbuzenské vztahy stále nejasné. Starší práce zakládaly fylogenezi především na morfologických znacích. Nejznámější prací využívající morfologii ploštic pro stanovení příbuzenských vztahů je německy psaná publikace *Systema cryptoceratorum phylogenicum* (Insecta, Heteroptera) od M. Mahnera z roku 1993. Je to první práce, která se zabývá systematickým popisem infrařádu *Nepomorpha*. K popisu vývojových vztahů využívá nejen morfologii, ale také ekologické charakteristiky. Mahner se domnívá, že tento infrařád je monofyletický (Andersen 1995).

V současné době se využívají i znaky genetické. Na základě zkoumání mitochondriálního genomu u zástupců z jednotlivých čeledí bylo zjištěno, že infrařád *Nepomorpha* není monofyletický a došlo k vyřazení nadčeledi *Pleioidea* z *Nepomorpha* (Hua et al. 2009). Jednalo se však o chybu, která byla odhalena a napravena ve výzkumu, o kterém pojednává článek publikovaný o 5 let později. Výzkum probíhal obdobně, ale s menšími obměnami zkoumaných skupin. Závěr této studie naopak nevyvrací, že by mohl být infrařád *Nepomorpha* monofyletický (Li et al. 2014). Výsledky dalšího výzkumu, který se zabýval kompletním mitochondriálním genomem u Hemiptera, byly publikované v roce 2017. Zde už je skupina *Nepomorpha* definitivně považována za monofyletickou (Li et al. 2017).

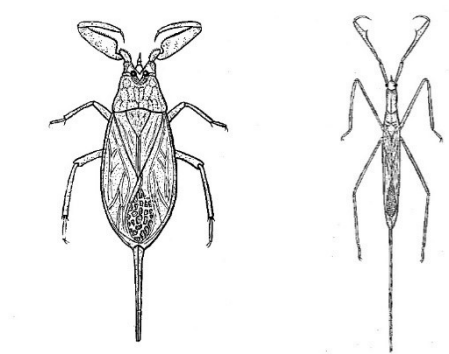
Nejlépe mohou fylogenezi rekonstruovat studie, které kombinují morfologické a genetické znaky. Poprvé byla tato metoda použita pro infrařád *Nepomorpha* v roce 2004. V rámci genetické části studie byly sledované úseky 16S DNA a 28S rDNA. Morfologická data byla převzata z literatury. Genetická a morfologická data byla vyhodnocována jak zvlášť, tak i po sloučení. Na základě výsledků tohoto výzkumu autoři podporují hypotézu, že infrařád *Nepomorpha* je monofyletický (Hebsgaard et al. 2004). Za monofyletický pokládá taxon *Nepomorpha* i nejnovější studie. Pochází z roku 2017 a zabývá se celým řádem Heteroptera. V rámci této studie byla využita data z Gen Bank. Jednalo se o úseky ribozomální DNA nejčastěji sledované v rámci Heteroptera, konkrétně o 16S rDNA, 28S rDNA a 18S rDNA. Morfologických znaků byla zkoumána celá řada, například pozice a segmentace tykadel,

přítomnost ocelli a jejich pozice, tvar a segmentace spodního pysku a mnoho dalších (Weirauch et al. 2018).

3.2 Skupiny a zástupci

Infrařád Nepomorpha zahrnuje 11 čeledí (Štys a Jansson 1988). Tato práce se bude zabývat pouze čeleděmi, jejichž zástupci se vyskytují v mírném podnebném pásu. Mezi tyto čeledě patří Nepidae, Corixidae, Micronectidae, Naucoridae, Aphelocheiridae, Notonectidae a Pleidae. Dále se bude specializovat hlavně na zástupce žijící v České republice.

3.2.1 Nepidae (Splešťulovití)

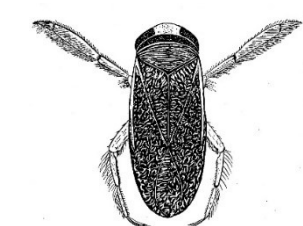


Obrázek 1: *Nepa cinerea* a *Ranatra linearis* (Poisson 1957)

Ploštice velké do 4,5 cm přezdívané „vodní škorpioni“ podle lapavých, anteriorně orientovaných nohou (Schuh a Slater 1995). Oči mají kulaté a vystouplé, rostrum směřuje dopředu na rozdíl od ostatních čeledí, kde je zahnuté pod tělem (Poisson 1957). Žijí ve stojaté a mírně tekoucí vodě. Nejsou dobrými plavci, takže na kořist vyčkávají u dna nebo schované ve vegetaci. V této skupině s největší diverzitou v tropech (Schuh a Slater 1996) nalezneme okolo 260 druhů (Henry 2009). Ve

vodách České republiky žijí dva vzhledově poněkud odlišní zástupci této čeledi. Jedná se o druh *Nepa cinerea* (Obr. 1 vlevo) s tělem rozšířeným, zploštělým a v posteriorní části zakulaceným a druh *Ranatra linearis* (Obr. 1 vpravo) s tělem naopak úzkým a podlouhlým. Výrazným společným znakem těchto druhů je dlouhý dýchací sifon umístěný na zadečku (Poisson 1957). Pomocí něj tyto jedinci získávají atmosférický kyslík, který si ukládají pod krovkami. Tento způsob zásobování kyslíkem neumožňuje funkci fyzikálních plic, tedy nemůže docházet k transportu kyslíku rozpuštěného ve vodě (Popham 1960). Schopnost letu byla zaznamenána u obou těchto druhů, ovšem u *Nepa cinerea* je létací aparát častěji redukovaný (Larsén 1970).

3.2.2 Corixidae (Klešťankovití)

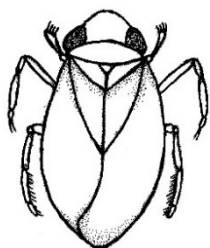


Obrázek 2: *Corixa dentipes* (Poisson 1957)

Mají zploštělé tělo velké do 1,5 cm. Lze je dobře rozeznat podle žlutohnědé pruhované kresby na hřbetu těla a velkých trojúhelníkových očí. Od ostatních ploštic se odlišují také výrazně zkráceným, nečláňovaným rostrem (Poisson 1957). Plavou hřbetní stranou těla směrem nahoru a odráží se pomocí modifikovaných zadních nohou (Schuh a Slater 1995). Preferují stojaté vody, případně

mírně tekoucí. Může se jednat o jezera, rybníky, menší vodní nádrže i kaluže (Roubal 1957). Většinu času tráví u dna, kde splývají s povrchem (Hungerford 1919). Proto u nich musel vzniknout vhodný způsob dýchání umožňující rychlou výměnu vzduchu, aby se mohly hbitě vrátit do hloubky. Pomocí hydrofobních chloupků jsou na břišní straně těla drženy bublinky vzduchu. Mohou fungovat jako fyzikální plíce, tedy může do nich z okolí vnikat kyslík a zároveň se pomalu uvolňuje oxid uhličitý (Popham 1960). Právě kvůli uvolňování oxidu uhličitýho se bublinky pomalu zmenšují a je třeba, aby se ploštice vynořila a vzduchovou zásobu opět obnovila (Hutchinson 1993). Létání jsou schopné některé druhy z této čeledi. U rodu *Cymatia* a některých druhů rodu *Sigara* jsou křídla obvykle zkrácená, tudíž nejsou schopni letu. Létající formy těchto rodů můžeme vidět jen zřídka (Brown 1951, Poisson 1957). Dobře prozkoumané druhy z čeledi Corixidae jsou dravé stejně jako ostatní čeledi z infrařádu Nepomorpha. U některých zástupců byla ale pozorována i konzumace rostlinné potravy (Hädicke et al. 2017). Jednotlivé druhy jsou velmi specializované, je jich známo okolo 600 (Henry 2009) pocházejících převážně z chladnějších oblastí Evropy a Ameriky (Schuh a Slater 1996). Dobře známým, celosvětově rozšířeným rodem je *Sigara* (Papáček 2001).

3.2.3 Micronectidae



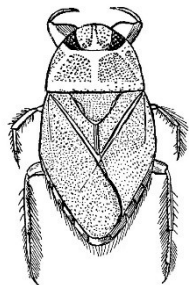
Obrázek 3:
Micronecta scholtzi
(překresleno a
upraveno podle
Poisson 1957)

Jedná se o čeleď, která byla původně pouze podčeledí Corixidae. Někteří autoři ji však uvažují jako samostatnou čeleď pro její ekologické a morfologické odlišnosti. Současný autor, který podporuje existenci samostatné čeledi Micronectidae, je Nieser (Nieser 2002, Hädicke et al. 2017). Ztotožňuje se tak s názorem staršího autora Janssona, který se studiu čeledi Corixidae dlouho věnoval a sám chtěl potvrdit existenci čeledi Micronectidae. Bohužel svůj výzkum už nestihl dokončit (Nieser a Chen 2006).

Přestože jsou zástupci této čeledi podobní plošticím z Corixidae, v některých aspektech, morfologických i ekologických, se odlišují. Například mají tykadla pouze tříčlanková, zatímco u Corixidae jsou čtyřčlanková, nebo menší rozdíly ve vzhledu předních nohou (Nieser 2002). Velikostně jsou menší, jejich zploštělé tělo dosahuje maximálně 4 mm, evropské druhy spíše okolo 2,5 mm. Stejně jako Corixidae mají trojúhelníkové oči a zkrácené rostrum (Poisson 1957). I způsob dýchání je shodný s Corixidae. U některých druhů jsou známy převážně létavé formy, některé naopak nelétavé se zkrácenými křídly (Nieser 2002). Běžně nelétavým rodem je *Micronecta* (Brown 1951). Vyskytují se ve stojatých, někdy i tekoucích vodách v mělké vodě u břehu, kde tvoří převážnou část hmyzího obyvatelstva

(Walton 1938). Některé zástupce pouze z tohoto rodu najdeme v chladnějších oblastech, jinak se jedná o čeleď převážně tropickou (Nieser 2002; Poisson 1957).

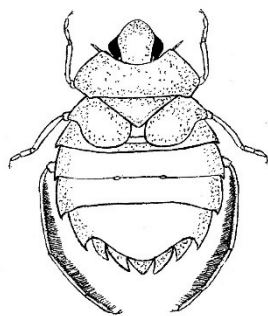
3.2.4 Naucoridae (Bodulovití)



Obrázek 4: *Ilyocoris cimicoides* (Poisson 1957)

Mají oválné zploštělé tělo velikosti jen do 2 cm (Schuh a Slater 1995). Oči jsou menší, zakončené s obrysem hlavy (Poisson 1957). Přední nohy jsou uzpůsobené lapání kořisti (Henry 2009), jejich stehenní část je výrazně rozšířená (Poisson 1957). Zadní nohy jsou stejně jako u Corixidae a Notonectidae modifikované pro plavání (Schuh a Slater 1995). Pro dýchání u nich slouží zásobárny vzduchu v hrudní oblasti pod krovkami. Bublínky vzduchu bychom u nich našli i na břišní straně těla, kde jsou udržované pomocí chloupků. I u této čeledi mohou bublinky vzduchu fungovat jako fyzikální plíce (Popham 1960). Mají vyvinutá křídla, ale nelétají (Protić 2011), protože jejich létací svaly jsou atrofované (Larsén 1970). Najdeme je na ponořených rostlinách ve stojatých vodách, případně v mírně tekoucích potocích (Poisson 1957). Tato čeleď je rozšířená celosvětově, ale nejpočetnější je v tropech (Schuh a Slater 1995). Dohromady čítá přes 390 druhů (Henry 2009). Běžným a zatím jediným ověřeným druhem žijícím v České republice je *Ilyocoris cimicoides* (Kment 2008).

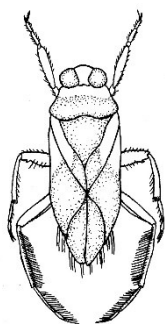
3.2.5 Aphelocheiridae (Hlubenkovití)



Obrázek 5: *Aphelocheirus aestivalis* (Poisson 1957)

Podobají se zástupcům z čeledi Naucoridae. Mají zploštělé oválné tělo velké okolo 1 cm (Schuh a Slater 1995). Na rozdíl od ostatních vodních ploštic mají prodloužená tykadla, která jsou shora viditelná. Také mají prodloužené labium tvořící patrné rostrum. Jejich křídla jsou zkrácená a nejsou schopni létat (Poisson 1957). Celý život tráví pod vodní hladinou (Henry 2009). K tomu jim dopomáhá netradiční způsob dýchání. Tento hmyz si s sebou nenosí bublinku jako je to obvyklé u ostatních ploštic, nýbrž vzduch je v tenké vrstvě držen na povrchu těla pomocí chloupků. Díky dostatečnému rozdílu tlaku mezi vzduchovým filmem a okolní vodou dochází k rychlejší difúzi kyslíku a jedinci nemusí vyplovat k povrchu pro jeho doplnění (Hutchinson 1993; Thorpe 1950). Hlubenky můžeme najít na kamenitém dně mělkých i hlubších tekoucích vod (Poisson 1957). Tato čeleď čítající okolo 80 druhů (Henry 2009) je rozšířená pouze ve starém světě, a to především v tropech. Jen některé zástupce najdeme i ve středních zeměpisných šířkách (Schuh a Slater 1995). Nejznámějším evropským druhem je *Aphelocheirus aestivalis* (Protić 2011).

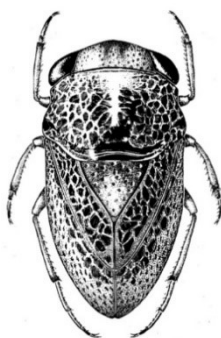
3.2.6 Notonectidae (Znakoplavkovití)



Obrázek 6:
Notonecta obliqua
(překresleno podle
Protić 2011)

Mají podlouhlé zploštělé tělo do velikosti 1,5 cm a díky zadním plovacím nohám připomínají zástupce čeledi Corixidae (Schuh a Slater 1995). Podobají se jim i svými velkýma očima, u Notonectidae jsou ale kulaté (Poisson 1957). Zástupci z této čeledi jsou nejpigmentovanějším vodním hmyzem a často jsou velmi pestře zbarvení, většinou odstíny hnědé, červené, černé, šedé a žluté. Prostřednictvím zbarvení může u některých druhů docházet i k pohlavnímu dimorfismu (Hutchinson 1993). Nejvýraznějším znakem Notonectidae je způsob plavání dorzální stranou těla směrem dolů (Schuh a Slater 1995). Jedná se o výborné plavce ve volné vodě. Ne vždy ale plavou na dlouhé vzdálenosti, některé druhy vyhledávají spíše zastíněná místa s výskytem vodních rostlin (Poisson 1957). Jejich vzduchové zásoby jsou podobné jako u čeledi Naucoridae s tím rozdílem, že větší zásoba je držena na břišní straně těla pomocí chloupků. Pod krovky je vzduch shromažďován jen příležitostně (Popham 1960). Jsou schopné létat i na delší vzdálenosti, ale nedochází k tomu často (Betts 1986). Zástupce této čeledi najdeme celosvětově. Nejvíce jsou rozšířené jak v tropech, tak v mírném podnebném pásu (Schuh a Slater 1995) a zahrnují okolo 400 druhů (Henry 2009). Nejznámějším a celosvětově nejrozšířenějším rodem zastoupeným i ve fauně České republiky je *Notonecta* (Papáček 2001).

3.2.7 Pleidae (Člunovkovití)



Obrázek 7: *Plea* sp.
(Schuh a Slater 1995,
nakreslil T. Nolan)

Podobají se zástupcům Notonectidae, ale jsou mnohem menší, maximálně 3 mm (Schuh a Slater 1995), a jejich hřbet je zakulacený (Poisson 1957). Plavou stejně jako Notonectidae dorzální stranou těla směrem dolů. Na rozdíl od nich ale postrádají zadní plovací nohy. Druhý pár křídel může i nemusí být vyvinutý (Schuh a Slater 1995). Vyskytují se mezi vegetací ve stojaté vodě v jezírkách a kalužích (Poisson 1957). Způsob dýchání je u nich shodný s Notonectidae (Popham 1960). Tato čeleď je široce rozšířená (Schuh a Slater 1995) a zahrnuje okolo 40 druhů (Henry 2009), nejvíce jich najdeme v tropech (Schuh a Slater 1995). Nejběžnějším druhem celé polarktické oblasti je *Plea minutissima* (Poisson 1957).

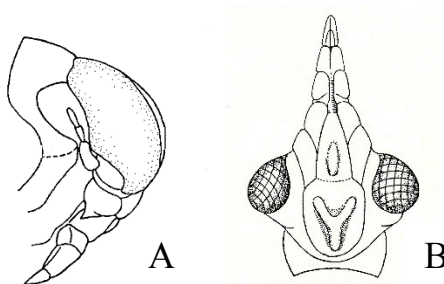
4 Adaptace pro dravý způsob života

Vzhledem k tomu, že se většina zástupců čeledi z infrařádu Nepomorpha živí predací (kromě čeledí Corixidae a Micronectidae), pojednává následující kapitola převážně o adaptacích pro tento způsob života.

4.1 Ústní ústrojí

Společnou modifikací pro celou skupinu Hemiptera je bodavě-savé ústní ústrojí. Je uzpůsobené pro nabodávání a příjem potravy v tekuté formě (Brozek a Herczek 2004). Už během 70. let 20. století byly dobře prozkoumané fytofágní a hematofágní způsoby obživy u Heteroptera a fungování ústních ústrojí takových druhů. Cobben měl pocit, že struktura ústního ústrojí nebyla u některých dravých čeledí Nepomorpha dostatečně studovaná. Ve své práci z roku 1978 se proto zaměřuje na detailní popis styletárních struktur. Ústní ústrojí Heteroptera pak bylo předmětem dalšího zkoumání i v následujících desetiletích. Jedná se například o studium vnitřních struktur ústního ústrojí (Brozek a Herczek 2004), nebo dokonce o výzkum maxil, mandibul (Brozek 2013a) a labiálních segmentů (Brozek 2013c) přímo v rámci infrařádu Nepomorpha.

U předka heteropterního hmyzu se vyvinulo prognátní ústní ústrojí, které umožnilo diverzifikaci nových forem v závislosti na způsobu obživy, kterými může být masožravost, fytofagie, hematofagie a mykofagie. (Li et al. 2017). U většiny zástupců čeledi Nepomorpha najdeme ústní ústrojí hypognátní až mírně prognátní (obr. 8, A) s výjimkou čeledi Nepidae, kde je ústní ústrojí silně prognátní (obr. 8, B).



Obrázek 8: A, hlava zástupce čeledi Notonectidae – laterální pohled (Schuh a Slater 1995, upraveno); B, hlava *Nepa cinerea* – pohled shora (Poisson 1957, upraveno)

Celková délka rostra může být různá od velmi krátkého, jako u čeledi Corixidae, až po velmi prodloužené, jako můžeme vidět u *Aphelochairus aestivalis* z čeledi Aphelocheiridae (viz Obr.

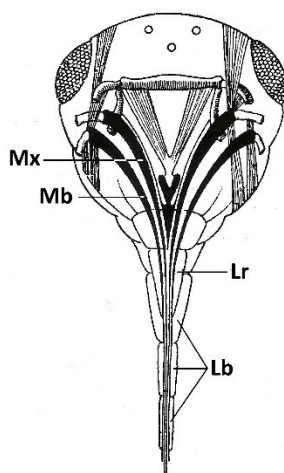
9). Rostrum *A. aestivalis* dosahuje až k hrudním článkům, u ostatních čeledí z Nepomorpha sahá sotva ke konci hlavy (Brozek 2014a).



Obrázek 9: hlava *Aphelocheirus aestivalis* – laterální pohled (Schuh a Slater 1995, upraveno)

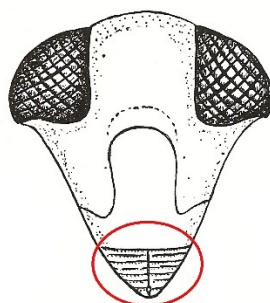
4.1.1 Vnitřní morfologie

U bodavě-savého ústního ústrojí Nepomorpha došlo k prodloužení jednotlivých částí. Maxily a mandibuly se přeměnily na stylety. Dále došlo k prodloužení labia, které stylety kryje, a labra, které ústní ústrojí stabilizuje (Cohen 1998). Labrum a labium jsou nepárové součásti ústního ústrojí, zatímco mandibulární a maxilární stylety jsou párové. Mandibulární stylety jsou více modifikované a obvykle sestávají pouze z jednoho segmentu. Naopak u maxilárních styletů je článkování zachované. Dohromady všechny tyto části tvoří rostrum neboli bodec. S výjimkou čeledi Corixidae je labium obvykle složené ze čtyř článků. Je běžné, že první článek je zkrácený a třetí článek naopak prodloužený. Středem labia vede žlábek, který je v prvním článku sklerotizovaný, dále pouze membránový s částečnou sklerotizací. V přední části je žlábek spíše otevřený a stylety jsou zde na místě drženy labrem. V koncové části pak labium tvoří uzavřený kanálek (Parsons 1966). Tímto kanálem prochází stylety – maxilární, které jsou vnitřní, zevnějšku obklopené mandibulárními (viz Obr. 10) (Cobben 1978).



Obrázek 10: obecný obrázek zástupce Heteroptera – průřez hlavou a rostrem. Mx - maxilární stylet, Mb - mandibulární stylet, Lr - labrum, Lb - labium (Grassé 1951, upraveno)

Díky výrazně zkrácenému rostru široce propojenému s hlavou (Hädicke 2012) a redukovanému ozubení maxilárních styletů (Cobben 1978) je čeleď Corixidae (včetně původní podčeledi, dnes už čeledi Micronectidae) výrazně odlišná od všech ostatních skupin z řádu Heteroptera (Hungerford 1919). Rostrum má trojúhelníkový tvar a jeho šířka může být skoro dvojnásobná oproti délce, jak lze vidět na obrázku č. 11. Na obrázku je také patrná řada několika příčných sklerotizovaných pásků na svrchní straně labia (Parsons 1966), mezi kterými se nachází smyslové orgány (Brozek 2013b). Spodní strana labia je sklerotizovaná a není viditelné žádné rozdělení do čtyř segmentů jako je tomu u ostatních Nepomorpha. Labrum je velmi redukované (Parsons 1966). Stylety popisuje Hungerford ve své publikaci z roku 1919 jako „krátké, široké, na koncích tupě zaoblené, položené jeden na druhém a podélně srolované do polo-válců“.

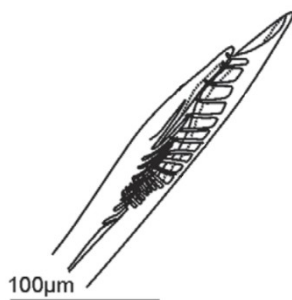


Obrázek 11: hlava *Sigara distincta* s vyznačeným rostrem (Poisson 1957, upraveno).

Uvnitř skupiny Nepomorpha se liší morfologie maxilárních styletů. Podle jejich vzhledu lze podle Cobben (1978) čeledi rozdělit do dvou skupin. U první skupiny nacházíme zubaté maxilární stylety a jsou do ní zahrnuté čeledi Nepidae, Notonectidae a Naucoridae. Podobnou morfologii styletů můžeme nalézt i u infrařádu Gerromorpha. U Nepomorpha jsou ale kratší a silnější. U druhé skupiny, do které řadíme čeleď Corixidae, je ozubení maxilárních styletů redukované. Výjimku tvoří čeleď Pleidae, u které došlo k redukci jen některých styletárních zubů. O vzhledu maxilárních styletů u skupiny Aphelocheiridae se autor nezmiňuje.

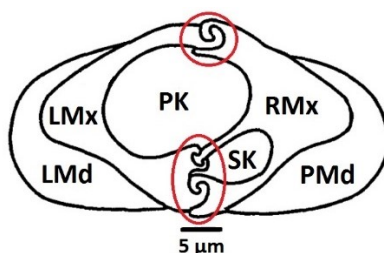
Maxilární stylety jsou různě dlouhé, ale není to na první pohled patrné kvůli jejich propojení pomocí do sebe zaklesnutých zámků. Pravý a levý stylet mohou být rozeznávané podle vzájemné asymetrie jejich zakončení. U skupiny Nepomorpha jsou ovšem rozeznatelné jen někdy, často mohou být i symetrické. Na předních částech obou maxilárních styletů se nachází zuby různých délek a velikostí. Jsou orientované v různých směrech a nachází se na dorzálním i ventrálním okraji styletů. Zuby jsou propletené a vytváří velmi úzkou vazbu (viz Obr. 12). Po úspěšném lovu napomáhají zuby na ventrální straně maxilárních styletů k narušení pokožky kořisti. Zuby se nachází i na vnitřních hranách maxilárních styletů a slouží zde jako filtrační

aparát při příjmu tekuté potravy (Brozek 2013a). Kvůli tomu, že styletární zuby do sebe zapadají, je omezený jejich vzájemný podélný pohyb. Přestože občas může docházet k nerovnoměrnému pohybu pouze jednoho ze styletů, zuby se nezlomí díky jejich lehce pohyblivé bázi (Cobben 1978). Struktura zakončení maxilárních styletů je dobře patrná pouze u čeledí Nepidae a Naucoridae, u ostatních je méně viditelná (Notonectidae, Aphelocheiridae), nebo silně redukovaná (Pleidae, Corixidae) (Brozek 2013a).



Obrázek 12: ventrální pohled na maxilární ozubení u *Nepa cinerea* (Brozek 2013a, upraveno)

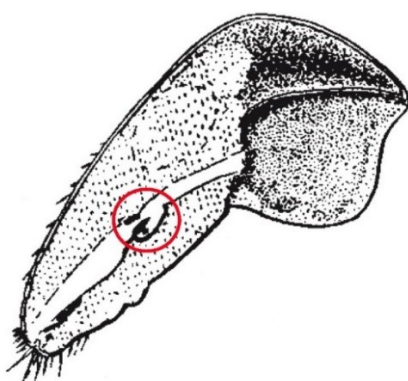
Maxilární stylety jsou spojené nejen pomocí do sebe zapadajících zubů, ale také pomocí hladkých podélných drážek (Cobben 1978). Jedná se o struktury, které brání rozdělení styletů. Nazývají se „zámky“ a můžeme je rozdělit do tří skupin: ventrální, mediální a dorzální (viz Obr. 13) (Brozek 2013a). Uvnitř styletů vede potravní kanál a slinný kanál (viz Obr. 13). U skupiny Nepomorpha se slinný kanál nachází v pravém maxilárním styletu a potravní v levém (Brozek a Herczek 2004). Potravní kanál má tvar válce a je širší. Má velmi komplexní filtrační systém, který se skládá z ostrých zubů na ventrální straně a z řady plochých širokých zkrácených výčnělků na dorzální straně. K filtraci částí potravy v potravním kanálu dochází následně po jejím rozmělnění (Cobben 1978).



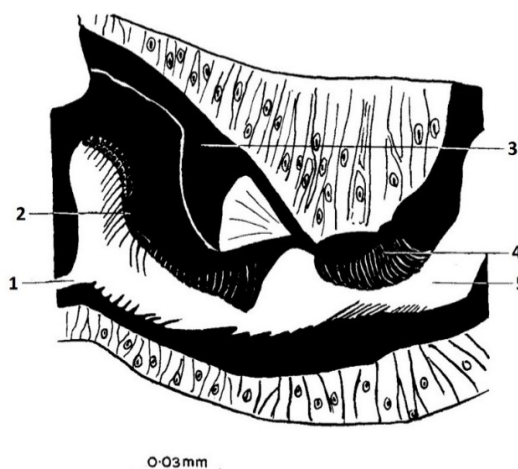
Obrázek 13: Průřez rostrem *Notonecta glauca* s vyznačenými maxilárními zámky. PK - potravní kanál, SK - slinný kanál, LMd - levý mandibulární stylet, LMx - levý maxilární stylet, PMd - pravý mandibulární stylet, PMx - pravý maxilární stylet (Brozek 2013a, upraveno).

U Corixidae (a Micronectidae) najdeme pouze jeden (Sutton 1951), relativně velký přijímací kanál, na rozdíl od ostatních ploštic z Nepomorpha, které mají dva tenké kanály. Tento velký kanál jim umožňuje přijímat větší pevné částice (Hungerford 1919). Vzhledem

k redukovanému ozubení maxilárních styletů, které u ostatních Nepomorpha slouží k filtraci potravy, se u nich musel vyvinout jiný systém příjmu a následného zpracování potravy (Hädicke 2012). Jedná se o část přijímacího kanálu se zesílenými stěnami a chitinovými zuby (viz Obr. 14 a Obr. 15), kterou Slack (1947) nazývá čelistmi. Sutton (1951) tento stav naopak nepovažuje za evoluční novinku, ale interpretuje ho jako primitivní znak, který se nacházel u předka Hemiptera. Pravděpodobně slouží k rozmělnění pevné potravy. Sutton (1947) o tom nejdříve pochybovala, protože během svého výzkumu zjistila, že zbytky rostlin a živočichů nalezených v substrátu se shodují s tvarem potravy ve střevech živočicha. Později ale došla ke stejnému závěru, že k rozmělnění větších kusů potravy slouží. Po bližším průzkumu této struktury dokonce Sutton zjišťuje, že kromě zubů se v přední části tohoto aparátu nachází i štětinky, které slouží jako filtr (Sutton 1951). Během stárnutí živočicha dochází ke zbytnění čelistí. Tento jev byl původně vysvětlován změnou jídelníčku mezi mladšími vývojovými stádii a dospělci. Po průzkumu jedinců bylo ale zjištěno, že se obsah jejich střev výrazně neliší. Změna by tedy mohla souviset s postupným ukládáním chitinu do této struktury (Sutton 1947).



Obrázek 14: Umístění čelistního aparátu uvnitř přijímacího kanálu *Sigara striata* (Slack 1947, upraveno).



Obrázek 15: Ústní dutina a hltan dospělého *Sigara falleni*. 1- ústní dutina, 2- filtrační štětinky, 3- chitinová destička, 4- chitinové zoubky, 5- hltan (Sutton 1951, upraveno).

Mandibulární stylety jsou na rozdíl od maxilárních obvykle symetrické s výjimkou jen několika málo druhů. Mohou se však lišit počtem zubů na jejich koncích. Z vnější strany jsou mandibulární stylety oválné a z vnitřní strany kopírují povrch maxilárních styletů, které kryjí. Také se na nich nachází výrůstky podobné štětkám, které jsou vždy orientované směrem dozadu. Na základě morfologie těchto štětin a drážek Brozek rozděluje druhy ploštic z čeledi Nepomorpha do tří skupin. Do první skupiny patří například *Nepa cinerea* a *Ranatra linearis* z čeledi Nepidae. U této skupiny jsou zuby na mandibulárních styletech krátké a rozložené rovnoměrně. Do druhé skupiny patří *Cymatia coleoptrata* nebo *Corixa punctata* z čeledi Corixidae. Zde najdeme naopak rovnoměrně rozložené drážky. Zuby se zde nachází také, jsou středně dlouhé. Do poslední skupiny řadíme například *Aphelocheirus aestivalis* z čeledi Aphelocheiridae, *Ilyocoris cimicoides* z čeledi Naucoridae a *Notonecta glauca* z čeledi Notonectidae. V tomto případě jsou rovnoměrně rozložené zuby i drážky a délka zubů je různá v závislosti na druhu (Brozek 2013a).

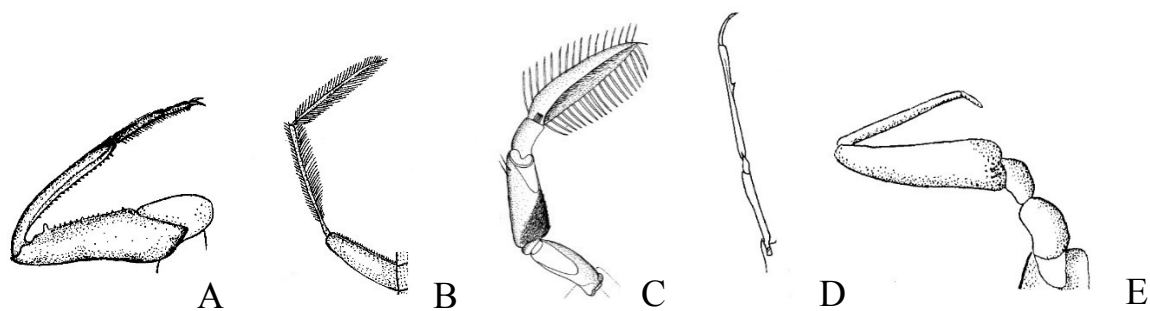
Na labiu vodních ploštic se nachází mechanoreceptory a v menším počtu také chemoreceptory (Brozek 2013b). Mechanoreceptory slouží k rozpoznání polohy těla jedince a k zaznamenání jakéhokoliv pohybu v jeho okolí. Pro Nepomorpha je významné rozpoznání vibrací šířících se ve vodě, podle kterých dobře rozpoznají pohyb kořisti. Pomocí chemoreceptorů pak predátor rozpoznává pach kořisti a po kontaktu i její chuť (Chapman 1998). Morfologie receptorů byla dobře prostudována v souvislosti s fylogenezí. Kromě toho, že čeleď Corixidae se od ostatních Nepomorpha liší ve stavbě labia (Brozek 2014a), tak má i jiné labiální receptory (Brozek 2013c).

4.2 Končetiny

U vodních ploštic docházelo během evoluce k postupným specializacím jejich končetin. Základní vlastností pro umožnění dravého způsobu života je schopnost chycení, udržení a manipulace s kořistí. To dobře umožňuje modifikovaný první pár končetin, u kterého došlo ke změnám s důrazem na konstrukci a pohyblivost jednotlivých článků. Vnější morfologické adaptace, jako prodloužení článků nohou nebo kutikulární struktury napomáhající přidržování kořisti, byly popsány už dříve (Puchkova 1979). Adaptace předních nohou k lovení je ale komplexnější a důležitá je i jejich vnitřní struktura a svalstvo. Na rozdíl od kráčivých končetin je volnost a úhel pohybu těch předních větší, což umožňuje lepší manipulaci s kořistí (Gorb 1995). Kořist je přidržována mezi stehnem a holení (Frantsevich 1998). Končetiny druhého a třetího páru jsou zakončené dvěma drápkami, které slouží k zachycení na kamenech nebo vegetaci (viz Obr. 16, A). Výjimkou jsou čeledi Naucoridae, Notonectidae a Corixidae, včetně

Micronectidae, jejichž třetí pár končetin je uzpůsobený k plavání (viz Obr. 16, B). Při lovu je u zástupců těchto čeledí nejvýznamnější právě třetí pár plovacích končetin, protože určuje rychlost útoku na kořist. Naopak u čeledi Nepidae tuto roli přebírá první pár končetin (Gorb 1995).

Stavba předních nohou je různá podle strategie lovu, která se mezi plošticemi liší. Zástupci z čeledi Notonectidae číhají zavěšení pod vodní hladinou a loví kořist, která se pohybuje po hladině. Útočí pomocí pohybu obou předních končetin náraz v kolmém směru od středové osy těla. Jejich první pár končetin se podobá spíše druhému a je taktéž zakončen dvěma drápkami. Podobně je na tom s končetinami i *Ilyocoris cimicoides* z čeledi Naucoridae. Na rozdíl od Notonectidae ale loví aktivně ve vodním sloupci a je schopná chytit cokoliv, co se dostane blízko jejímu ústnímu ústrojí. Pohyb jejích končetin je ale přizpůsoben také k přidržování se na vodních rostlinách, mezi kterými běžně žije (Gorb 1995). Podobným způsobem loví i aktivní dravci z čeledi Corixidae (Hädicke et al. 2017). Výjimečné jsou ale svými předními končetinami, kde došlo k několika morfologickým změnám. Chodidla těchto končetin mají lžícovitý tvar a nachází se na nich štětinky (viz Obr. 16, C). To se podle Hungerforda (1917) zdá být ideální adaptací k různým způsobům získávání potravy, které Corixidae využívají. Podobnou morfologii chodidel předních nohou bychom našli i u čeledi Micronectidae, jejíž zástupci jsou ale spíše omnivorní (Walton 1938; Hädicke et al. 2017). Dále u dravců z čeledi Corixidae došlo k prodloužení kyčlí předních nohou. Díky tomu mají jejich končetiny větší rozsah pohybu při chytání kořisti a zároveň pak mohou pohodlně přiblížit chycenou kořist k ústům (Popham et al. 1984). Drobné ploštice z čeledi Pleidae mají všechny končetiny zakončené dvěma drápkami vzhledem k jejich životu mezi vodní vegetací, kde se tak mohou dobře přidržovat. Pleidae ovšem i plavou na kratší vzdálenosti, takže jsou jejich končetiny pokryté chloupky, které jim při plavání napomáhají (Hungerford 1919). Podobně je tomu i u *Aphelocheirus aestivalis* z čeledi Aphelocheiridae, který má taktéž všechny končetiny zakončeny dvěma drápkami. Většinu života totiž tráví u dna zachycený na kamíncích, případně vodních rostlinách (Poisson 1957, Beutler a Frutiger 1988). U zástupců čeledi Nepidae jsou končetiny druhého a třetího páru kráčivé, zakončené drápkami. *Ranatra linearis* se jimi přidržuje na ponořené vegetaci, *Nepa cinerea* naopak pochoduje po dně. Ke zřejmě nejnapadnější přeměně předních nohou došlo u čeledi Nepidae v takzvané loupeživé. Směřují dopředu, jsou prodloužené, uzpůsobené lovu na dlouhou vzdálenost (viz Obr. 16, D a 16, E) (Frantsevich 1998) a jejich pohyby mají větší rozsah, než u ostatních dravých čeledí. Na úkor toho je ale nemohou využívat při plavání (Gorb 1995).



Obrázek 16: A, přední končetina *Corixa punctata* (Popham et al. 1984); B, kráčivá končetina *Notonecta* (Poisson 1957); C, zadní plavací končetina *Notonecta glauca* ((Poisson 1957); D, přední končetina *Ranatra linearis* (Frantsevich 1998), E, přední končetina *Nepa cinerea* (Hamilton 1931)

5. Potravní ekologie

V infrařádu Nepomorpha se všechny čeledi živí predací (Schuh a Slater 1995). Díky tomu jsou významnými predátory sladkovodního prostředí a mohou ovlivňovat strukturu potravních sítí. Výjimku tvoří jen čeleď Corixidae (včetně Micronectidae), protože jejich potravní strategie je poněkud komplikovanější – někteří zástupci se živí, kromě predace, i rostlinnou potravou. Přesto i u této čeledi se předpokládá význam některých druhů v potravním řetězci (Papáček 2001).

5.1 Ancestrální způsob obživy

Stále není jednoznačné, jaký byl ancestrální způsob obživy u heteropterního hmyzu. Podle některých autorů je to fytofagie. U Goodchilda (1966) tento názor vychází z jeho poznatků o způsobu, jakým dochází ke konzumaci kořisti, a z výzkumu morfologie slinných žláz. Autor také podotýká, že zástupci příbuzných skupin z vývojově staršího podřádu Homoptera jsou fytofágní. Na základě toho vysvětluje i důvod, proč vůbec vznikl takový typ ústního ústrojí, jaký nacházíme u heteropterního hmyzu. Tedy že šlo o vyhnutí se konzumaci těžko stravitelných buněčných stěn. Ale hlavním faktorem, proč vůbec fytofagie v takovém rozsahu, jako ji nacházíme u heteropterního hmyzu, mohla vzniknout, je modifikace trávicího traktu (Goodchild 1966). Případně také existuje názor, že původní způsob obživy byl smíšený. Tedy že byli schopni se živit jak fytofágně, tak masožravě s tím, že fytofagie byla dominantnější (Kunkel 1967). Cobben (1968) je naopak toho názoru, že ancestrální je masožravost, ze které mohla dobře vzniknout fytofagie i hematofagie. Stejný názor přebírají i další autoři, kteří se v současnosti věnují studiu heteropterního hmyzu, například Jolanta Brozek (2013a). I v novějším článku z roku 2017 považují za ancestrální masožravost. Z ní se pak vyvinula fytofagie a v některých případech pak z fytofagie opět druhotně vznikla predace (Li et al. 2017). Přikláním se k názoru, že předek heteropterního hmyzu byl masožravý. A to na základě zmiňované nejnovější práce, kde byla využita fylogenetická analýza.

5.2 Predátoři z infrařádu Nepomorpha

Aby si predátoři nekonkurovali, muselo mezi čeleděmi dojít k ekologickému rozrůznění. Vznikly odlišné strategie získávání potravy mezi čeleděmi i uvnitř nich. Díky tomu mohou tyto predátoři žít ve společném prostředí (Giller a McNeill 1981).

Jednou z těchto strategií je tzv. „sit-and-wait“, kterou dobře využívají zástupci čeledi Nepidae (Polhemus a Polhemus 2008), či Pleidae (Hutchinson 1993). V tomto případě predátor musí na kořist čekat dlouho a nehnutě v jedné pozici a ve chvíli, kdy se dostatečně přiblíží, zaútočit

(Gittelman 1974). Další strategií, kterou predátoři využívají, je chytání kořisti ve volné vodě. Takovým predátorem je například *Ilyocoris cimicoides* z čeledi Naucoridae (Peták et al. 2015), čeled Notonectidae (Giller a McNeill 1981), či Corixidae (Hädicke et al. 2017).

Při tomto způsobu lovu hraje velkou roli také identifikace kořisti. Vodní plošnice mají velké oči, kterými zřejmě dobře vidí dopředu. To jim umožňuje přesně určit polohu kořisti (Giller a McNeill 1981). U rodu *Notonecta* byly navíc zkoumané mechanoreceptory, které jsou u některých druhů taktéž důležitým nástrojem při hledání kořisti (Wiese 1974). *Notonecta* téměř vždy útočí na pohybující se kořist, kterou vnímá právě mechanoreceptory umístěnými na končetinách a na spodní straně těla (Murdoch a Scott 1983). Ve chvíli, kdy predátor kořist zpozoruje, musí rychle reagovat. Je nutná prudká akcelerace, do které je třeba vložit veškerou energii. Při lovu tyto dravci rychle vyplavou, doženou kořist a zabrání jí v úniku (Gittelman 1974). K tomu jim dopomáhají zadní plovací nohy, které umožňují dobrý odraz a velmi prudký pohyb. Navíc při zpětném pohybu těchto končetin může predátor díky odporu vody opět zpomalit nebo úplně zastavit (Popham 1952). U zástupců čeledi Nepidae probíhá útok odlišně. Dravci z této čeledi vyčkávají na svou kořist až do poslední chvíle. Může se jí stát téměř cokoli, co se dostane do jejich bezprostřední blízkosti, nebo dokonce dokud nedojde přímo ke vzájemnému kontaktu (Hamilton 1931). Ve chvíli, kdy je kořist nablízku, predátor vymrští přední nohy a zachytí ji. Pro studium potravní ekologie v čeledi Nepidae se oblíbeným zástupcem stala *Ranatra linearis* (viz např. Cloarec). U tohoto druhu bylo zjištěno, že vzdálenost, na kterou je schopen ulovit svou kořist, roste s věkem v závislosti na růstu předních nohou. U dospělců je tak lov mnohem efektivnější než u mladších vývojových stádií. Stejně jako u Notonectidae i u těchto predátorů najdeme mechanoreceptory, pomocí kterých dochází k rozeznávání kořisti. Mechanorecepce je důležitá spíše pro mladší vývojová stadia a během ontogeneze její význam klesá. Dospělci pak kořist rozeznávají spíše zrakem. Podobnou strategii jako Nepidae využívá i čeleď Pleidae, jejíž zástupci většinu času tráví ve vodních rostlinách. Zde také čekají na proplovající potenciální kořist, která je ve většině případů jen o něco málo menší, nebo dokonce i stejně velká jako samotný predátor (Hutchinson 1993).

Většina dravých ploštic žije ve stojaté vodě, což jim přináší několik výhod. Vzhledem k tomu, že se nepotřebují vyrovnávat s prouděním, mohou při lovu investovat veškerou svou energii do zadních plavacích nohou (Gittelman 1974). Jejich cílem je volně plavající a dobře pohyblivá kořist, kterou jsou schopné zachytit právě díky specializovaným končetinám (Giller a McNeill 1981). Například *Notonecta maculata* vyčkává na svou kořist zavěšený hřbetem dolů těsně pod vodní hladinou. Zadní nohy má nasměrované dopředu a připravuje se, aby mohla prudce vyrazit

ve chvíli, kdy se po hladině začne pohybovat vhodná kořist (Gittelman 1974). Tento druh je na pohyb na vodní hladině velmi citlivý a rozpozná kořist i na delší vzdálenost. V pozici hlavou dolů lze na vodní hladině spatřit i druh *Notonecta glauca*. Ta je však na vibrace pocházející od topícího se hmyzu méně citlivá a rozpozná ho pouze tehdy, je-li ve větší blízkosti. Ve skutečnosti se totiž jedná o dravce, pro kterého je běžnější lov ve středních hloubkách mezi vodními rostlinami (Walton 1943). Zadní nohy ale neslouží pouze při lovu. Na vodní hladině je ploštice držena zásobami vzduchu, který je zachycený na chloupkách jejího těla. V případě, že se chce ponořit do hloubky, využívá silné zadní nohy, aby překonala fyzikální síly, které ji za normálních okolností pod vodu nepustí (Popham 1952). To je užitečné v případě, kdy chce svou kořist lovit ve volné vodě. Takovou strategii využívá například *Notonecta obliqua*, která útočí ze dna (Giller a McNeill 1981).

Některé zástupce dravých ploštic můžeme nalézt i v tekoucích vodách. V tomto ohledu je výjimečný druh *Aphelocheirus aestivalis* z čeledi Aphelocheiridae, který je uzpůsobený životu na dně proudících vod. U dna také vyhledává svou kořist, kterou je schopen zachytit až tehdy, když dojde k přímému kontaktu (Lemb a Maier 1996). I zástupce z čeledi Nepidae, *Nepa cinerea*, byl nalezen v řekách a potocích (Lock et al. 2013, Coulianos et al. 2008). Ten ale, na rozdíl od *Aphelocheirus*, na svou kořist vyčkává. Stejně tak jako v tekoucí vodě se vyskytuje i ve stojaté (Carbonell et al. 2011). Preferuje zastíněné příbřežní habitaty s výrazným vodním porostem (Peták et al. 2015). V mírně tekoucí vodě je rostlinný porost výhodou, protože se může dobře zachytit a odolat proudu. Vodní rostliny zároveň využívá při čekání na kořist (Gittelman 1974). Ve stojaté vodě se pohybuje u dna a občas se zčásti zahrabává do bahna. Peták et al. (2015) dokonce ve své studii popsali, že při čekání na kořist využívá svého tvaru těla a hnědého zbarvení, díky kterému se může schovat do opadaných listů na dně (Peták et al. 2015).

V podobných lokalitách se vyskytuje i dravá ploštice *Ilyocoris cimicoides*. Díky tomu, že se její strategie lovu odlišuje od *Nepa cinerea*, mohou spolu dobře koexistovat (Peták et al. 2015). Stejně jako u zástupců z čeledi Notonectidae se u *Ilyocoris* vyskytují zadní plovací nohy. Ty *Nepa* nemá, ale společnou modifikaci s *Ilyocoris* jsou jí přední končetiny uzpůsobené k lovu kořisti (Gorb 1995). Z těchto skutečností je patrné, že *Ilyocoris* při lovu využívá spíše aktivní útok na kořist. Je schopná rychle plavat ve vodě, kdežto *Nepa*, u které plovací nohy chybí, se pohybuje spíše pomalu a plave velmi zřídka (Peták et al. 2015).

5.3 Corixidae a Micronectidae

Vodní ploštice z čeledi Corixidae (včetně Micronectidae) jsou na rozdíl od ostatních Nepomorpha výjimečné v příjmu a zpracování potravy. Jejich styletární svazek je zkrácený a méně ozubený, což znamená absenci filtračního aparátu, jaký známe u ostatních Nepomorpha. Navíc jsou díky zkrácenému a širokému rostru schopné pozřít a trávit pevné částice (Sutton 1951).

To, jakým druhem potravy se Corixidae živí, je zkoumáno už mnoho let, ale výsledky jsou stále nejisté. Podle Popham et al. (1984) jsou běžnými potravními strategiemi masožravost, fytofagie, omnivorie a živení se detritem. Podle nejnovějšího článku z roku 2017, který shrnuje poznatky o potravě čeledi Corixidae, s tímto tvrzením lze souhlasit jen částečně. Klešťanky byly skutečně pozorovány, avšak jen v menší míře, při konzumaci rostlinného materiálu. Jedná se o studie staršího data a hlavní metodou, která byla tehdy k určování jejich jídelníčku používána, bylo pouhé pozorování chování jedinců (Hädicke et al. 2017). Jedním z prvních autorů, který se zmiňuje o potravě u rodu *Corixa*, je F. B. White. Ten jedince pozoroval na kamenech a doslova popisuje, že z kořínek vodní rostliny rodu *Lemna* seškrabovali povrch pomocí protahování mezi předními končetinami. Později, když povrch prozkoumal, zjistil, že se na něm nachází vlákna řas a menší živočichové – vířníci (White 1873). Pravděpodobně tedy z kořínek seškrabovali živočichy, které pak konzumovali. Hungerford (1919) si původně myslel, že jsou masožraví stejně jako ostatní Nepomorpha. Vycházel ze starších autorů (De Geer, Latrille), kteří popisovali Corixidae jako predátory. On sám proto následně zkoumal stravovací návyky Corixidae. Ve své první práci z roku 1917 došel k názoru, že Corixidae jsou spíš fytofágní a k tomu se přiklonil i v publikaci z roku 1919. Ve svém prvním pozorování uvádí, že po průzkumu trávicího traktu byly nalezeny zbytky vodních řas. Konstatuje, že potravní zdroje, které tato čeleď využívá, mohou být klíčovým vysvětlením pro jejich dominanci mezi vodními plošticemi (Hungerford 1917). Tohoto stejného názoru se drží i v publikaci pocházející z roku 1948, kde shrnuje poznatky o všech druzích vyskytující se na severní polokouli (Hungerford 1948). Ač našel u Corixidae po průzkumu jejich trávicího traktu i drobné živočichy, stále je považoval za fytofágní. Tento jev si vysvětloval tak, že při krmení na vláknitých řasách došlo i k náhodnému pozření malých živočichů. Neodmítá však možnost, že Corixidae mohou i příležitostně lovit živočišnou kořist (Hungerford 1919). Později však bylo prokázáno, že Klešťanky mohou přežívat pouze na živočišné potravě. Jansson zástupce této čeledi, konkrétně druh *Sigara alternata* nebo rod *Cenocorixa*, úspěšně choval a krmil je mraženými žábrazkami. Zjistil však, že za těchto podmínek nejsou schopné se rozmnožovat.

Pokud jim ale podával larvy jepic, úspěšně přežívaly, a dokonce se i rozmnožovaly (Jansson a Scudden 1972; Jansson 1973).

Při tvorbě pokusů zkoumajících složení potravy jednotlivých druhů je třeba jedincům nabízet spektrum vhodné potravy. Jansson během svého výzkumu v roce 1969 udržoval populace čeledí Cymatiinae, Corixinae a Micronectinae a podával jim jako potravu roupice. U všech druhů zastoupených v jeho výzkumu byl víceméně úspěšný, kromě rodu *Hesperocorixa*. Roupice totiž netvoří jejich běžnou kořist, a tak během pokusu jako potravu preferovaly vláknité řasy, které se přirozeně vyskytovaly v kulturách (Jansson 1969). Ve volné přírodě však jejich potravu tvoří i živočichové, jako larvy jepic či komárů a pakomárů (Hädicke et al. 2017).

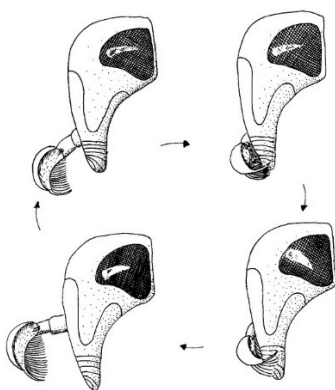
Čistě masožraví jsou pouze zástupci z podčeledi Cymatiinae. U podčeledi Corixinae bohužel nelze určit jednu konkrétní potravní strategii. Informace o jejich potravě jsou kontroverzí, protože často pochází ze studií, kde byly použity nerovnocenné způsoby výzkumu (Hädicke et al. 2017). Jednoznačné zařazení do potravních skupin není možné i v závislosti na dalších aspektech. Jedním z těchto aspektů může být pohlaví. Například u druhu *Corixa punctata* jsou samci dravější než samice. Tyto rozdíly souvisí s modifikacemi předních končetin. Samci totiž mají přední končetiny uzpůsobené k přidržování samice při páření. Konkrétně je u samců zúžená část chodidla, na které se nachází štětinky sloužící ke sbírání potravy ze substrátu (Popham et al. 1984). Důležité je také brát ohled na to, jaké je roční období, tudíž jaká potrava je zrovna k dispozici. Neméně důležitým faktorem je také fáze vývoje jedince daného druhu. Mladší vývojové stádium totiž může preferovat jiný druh potravy než dospělec (Hädicke et al. 2017).

Masožravce z čeledi Corixidae lze rozdělit do dvou skupin podle způsobu lovu kořisti (Hädicke et al. 2017). První skupinou jsou aktivní plavci pohybující se volně ve vodě. Takovým dravcem je například *Glaenocorisa propinqua* (Popham et al. 1984), která se právě vyskytuje se dál od břehu v hlubší vodě (Oscarson 1987). Naopak *Cymatia* sp. vyčkává na kořist zachycenou ve vegetaci, odkud také útočí. Většinou se vyskytuje někde uprostřed mezi dnem a hladinou, odkud může dobře vyrazit pro proplouvající kořist. Jedná se o velmi krutého dravce, který zabíjí mnohem více kořisti, než by bylo nutné. Walton ji pozoroval, jak během 25 minut ulovila deset perlooček a následně ještě dalších pět (Walton 1943).

Kořistí masožravých dravců z čeledi Corixidae mohou být například larvy pakomárů a jepic, nitěnky, perloočky, nebo dokonce jiní zástupci Corixidae (Sutton 1951) a nepohrdnou ani odumřelými živočichy (Reynolds 1975). Mají vyklenuté oči, které jim umožňují vidění ve

větším rozsahu, díky čemuž mohou dobře zpozorovat kořist. Další výhodou jsou jim chloupky na předních nohách, díky kterým mohou kořist dobře udržet (Popham et al. 1984). Čas strávený u jednoho kusu ulovené kořisti je různý od třiceti minut až po tři hodiny a více. K tomu dochází v případě, že nejsou příliš hladoví. Tehdy u jednoho druhu kořisti vydrží i delší dobu (Sutton 1951). Starší vývojová stádia a dospělci ale mohou potravu střídat po kratších časových intervalech. Zhruba od poloviny ontogenetického cyklu se u jedinců zvyšují obavy o nedostatek vzduchu a častěji vyplouvají k hladině nadechnout se. Ne vždy se jim pak podaří vrátit k původní kořisti (Hungerford 1917, Sutton 1951).

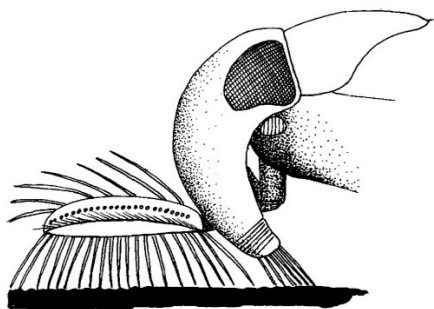
Výhodnou strategií pro obživu je také omnivorie, tedy že se ploštice živí rostlinnou i živočišnou potravou. Díky tomu mohou jedinci migrovat do nových biotopů a jsou schopni se uživit na potravě, která je v nich zrovna dostupná (Bakonyi 1978). Mezi omnivory můžeme zařadit rod *Sigara*, jehož druhy jsou nejvíce zkoumané a mohou se živit velmi rozmanitou potravou (Hädicke et al. 2017). Příkladem může být třeba *Sigara striata*, která ráda migruje do periodických vod a kaluží, kde bývá nedostatek živočišné kořisti, a tak převážnou část její potravy tvoří vodní řasy (Bakonyi 1978). U takovýchto omnivorů je obvyklé, že se při krmení drží podkladu ve vodorovné poloze pomocí široce rozkročeného druhého páru končetin. Zadní nohy jsou přitom složeny u těla a předními končetinami rychle pohybují a rozhrnují substrát (Hungerford 1917). Při tomto procesu se drobné částčky potravy usazují na štětkách předních končetin a také na labiálních chloupkách. Předními končetinami pak z labiálních chloupků potravu shrnují a přemísťují do úst (viz Obr. 17) (Popham et al. 1984). Navíc jsou chodidla předních končetin zploštělá a jedinci jimi mohou korigovat proudění vody kolem hlavy (Sutton 1951).



Obrázek 17: Pohyb končetin při krmení na substrátu (*Corixa punctata*) (Popham et al. 1984).

Omnivorním druhem je také *Corixa punctata*, která je taktéž schopná se uživit požíváním drobných živočichů a řas ze substrátu. Může se ale chovat i dravě. V takovém případě na svou

kořist vyčkává zachycená u dna a živí se živočichy, kteří se dostanou do jeho blízkosti (Hädicke et al. 2017, Sutton 1951). Během lovu jsou přední končetiny postaveny laterálně podél hlavy (viz Obr. 18). Společně tvoří jakousi past, kdy vepředu je mezi končetinami široká mezera, která se zužuje směrem k hlavě (Popham et al. 1984). Ve chvíli, kdy se kořist přiblíží, dravci veslují zadními nohami, a zároveň se druhým párem končetin přidržují podkladu, aby se nepohybovali. Tím vytvoří proudění vody, které zabráni úniku kořisti (Sutton 1951). Jakmile se kořist dostane do prostoru mezi končetinami, postupně se přibližuje k ústům predátora a už se jí nemůže podařit uniknout (Popham et al. 1984).

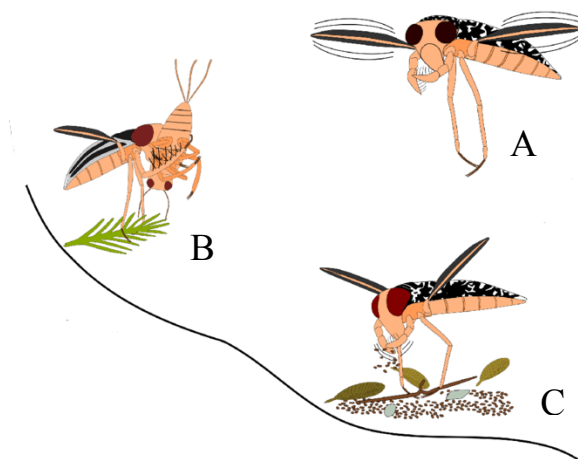


Obrázek 18: Postavení předních nohou samce *Corixa punctata* při lovu (Popham et al. 1984).

Nejméně preferovanou potravní strategií se podle Hädicke et. al. zdá být konzumace detritu. Podle nich se totiž týká pouze jedinců chovaných v zajetí v umělých podmínkách a nejedná se o přirozené chování. K pozření detritu zřejmě dochází při velkém hladovění, nebo při lovu menších živočichů, jako jsou hlístice, vířníci a prvoci žijící u dna (Hädicke et al. 2017). Vzhledem k tomuto faktu zřejmě Sutton (1951) považovala konzumaci detritu za nejběžnější strategii. Sama ale podotýkala, že se nejedná o vhodný způsob obživy, protože dochází k pozření velkého množství anorganického materiálu, který nemá dostatečnou nutriční hodnotu, a proto by byla výhodnější predace. Při konzumaci detritu pozoroval Corixidae i Hungerford a po následném rozboru obsahu jejich trávicího traktu zjistil, že se nachází i menší živočichové. Domníval se, že k jejich konzumaci došlo náhodně (Hungerford 1948). Hädicke et al. (2017) ale podotýká, že naopak při lovu živočichů u dna došlo k nechtěnému pohlcení detritu.

I u čeledi Micronectidae, stejně jako u Corixidae, jsou informace o jejich jídelníčku kontroverzní. Způsob stravování většiny rodů z čeledi Micronectidae není dostatečně prostudována a jsou známá data pouze pro rod *Micronecta*, který se vyskytuje i u nás. Nejlépe bychom mohli tento rod zařadit mezi omnivory (Hädicke et al. 2017). Walton popsal své pozorování těchto drobných ploštic u dna, jak hledají drobné živočichy a řasy. Viděl je, jak

s vlákny vodních řas manipulují před ústy a vysávají jejich obsah (Walton 1938). Ve skutečnosti ale, jak podotýká Hädicke et al., pouze seškrabují biofilm z jejich povrchu. Některé tropické druhy jsou schopné se živit i predací. Konkrétně byl druh *Micronecta grisea* studován při lovu larev komárů (Amrapala et al. 2009).



Obrázek 19: Schéma potravních strategií čeledí Corixidae a Micronectidae. A, predátor volné vody, např. *Glaenocoris propinqua*; B, vyčkávací predátor, např. *Cymatia* sp.; C, bentický omnivor, např. *Sigara* sp. nebo *Micronecta* sp. (Hädicke et al. 2017).

5.4 Zpracování kořisti a trávení

V práci od Cobben z roku 1978 byl studován způsob konzumace kořisti u druhů *Notonecta glauca* (Notonectidae) a *Ilyocoris cimicoides* (Naucoridae). V publikaci uvádí postup zpracování kořisti na příkladu *N. glauca*, který je totožný s *Ilyocoris*. Po chycení kořisti přidrží mandibuly její kutikulu, na kterou je zároveň vyvíjen tlak maxilárním svazkem. Osa maxilárního svazku je směřována pomocí labia. Stylety v tomto svazku ovšem nejsou stejně dlouhé, pravý je delší, takže jeho tlak je silnější. Kvůli nestejně délce a nerovnoměrnému tlaku se proti sobě pravý a levý stylet lehce pohybují tak, jak jim to umožňují podélné řady zubů. Celé rostrum vytváří předozadní pohyb, který je doprovázen tlakem na kutikulu, čímž dochází k její deformaci a zároveň k rozvolnění vnitřností kořisti. Předozadní pohyb samotných maxil pak způsobuje poškození kutikuly, až dojde k jejímu protržení. Při tomto předozadním pohybu maxil napomáhají rozmělnění potravy také vnitřní zuby pravého maxilárního styletu navíc ležící v potravním kanálu (Cobben 1978).

U zástupců z čeledi Nepidae nebyl způsob zpracování kořisti studován, ale autor předpokládá, že je podobný s tím rozdílem, že předozadní pohyb maxil je u nich omezen z důvodu komplikovanějšího ozubení. Také jsou jejich stylety delší, což naznačuje schopnost hlubšího

průniku do těla kořisti. Ploštice z čeledi Pleidae mají maxilární ozubení naopak částečně redukované. Části ústního ústrojí k sobě velmi těsně přiléhají, takže se zdá, že rostrum funguje jako celek (Cobben 1978).

Po mechanickém zpracování kořisti nastává trávení. U ploštic ze skupiny Nepomorpha probíhá mimotělně. Do těla kořisti jsou vpraveny sliny s trávicími enzymy skrz slinný kanál vedoucí mezi maxilárními stylety. Enzymy přemění tělní tkáň na tekutinu, a nakonec dravec může obsah kutikulárního obalu vysát (Cohen 1998). Průtok enzymů skrz slinný kanál a následné zpětné vysávání skrz potravní kanál je kontrolováno slinnou a potravní pumpou (Parsons 1966).

Doba, kterou predátor na kořisti stráví, závisí na mnoha faktorech. Může to být například početnost kořisti (Cook a Cockrell 1978) nebo velikost jedinců kořisti (Giller 1980). Tímto tématem se zabývá teorie optimálního složení potravy. (Cook a Cockrell 1978). Výzkum prováděný na *Notonecta glauca* ukázal, že čas krmení může být delší než 15 minut při středně velkých až velkých rozměrech kořisti (Giller 1980). Cook a Cockrell (1978) dokonce naměřili čas delší než 25 minut na jedné kořisti.

Mimotělní způsob zpracování potravy je výhodný, protože kutikula je těžko stravitelná. Predátoři také mohou konzumovat větší kořist, než jaká by se jim za normálních okolností vešla do úst. Naopak nevýhodou může být nutnost setrvat delší dobu na jedné kořisti, protože predátor musí vyčkat, než enzymy začnou působit (Cohen 1998). Výjimku tohoto způsobu trávení tvoří čeleď Corixidae. Většina jejích zástupců svou potravu konzumuje vcelku. Sutton (1951) ale pozorovala dravé zástupce napichující kořist styletárním svazkem, kde taktéž docházelo k mimotělnímu trávení.

6. Role dravých ploštic v ekosystému

Sladkovodní hmyz je během výzkumů zabývajících se potravními sítěmi opomíjený, přestože v nich často dominuje (Klecka 2014). V případě čeledi Corixidae a Micronectidae mají vodní ploštice v potravním řetězci úlohu primárních konzumentů. Dravé vodní ploštice bychom pak zařadili mezi sekundární konzumenty a v případě nepřítomnosti větších dravců, tedy ryb, i jako konzumenty terciární – vrcholové predátory (Peták et al. 2015, Blaustein 1998, Klecka 2014, Lemb a Maier 1996).

Jednu z nejdůležitějších rolí má v ekosystému predátor, který působí jako regulátor. Díky jeho aktivitě dochází k ustálení vztahů mezi populacemi živočichů ve vodním tělese a k následné rovnováze. Podle Darnella (1970) je důležitou vlastností takového predátora generalismus. To znamená, že si svou kořist nevybírá, ale zaměřuje svou pozornost na živočichy, kteří jsou nejsnáze dostupní, tedy obvykle nejpočetnější. Jejich populace pak dravec reguluje. Ve chvíli, kdy se dostatečně sníží počet takové kořisti a stane se vzácnou, predátor už se s ní tak často nesetká, a tedy ji neloví (Eitam a Blaustein 2010). Za typického generalistu je považována například *Notonecta maculata*. Bylo zjištěno, že se orientuje na nejpočetnější druh potenciální kořisti, který se vyskytuje ve volné vodě (Klecka a Boukal 2012). Díky tomu pak často dochází ke zvyšování diverzity společenstva kořisti. S orientací predátora na početnější kořist totiž dostává méně zastoupený druh šanci na rozmnožení (Blaustein 1998). Naopak selektivitu vykazují ploštice při výběru velikosti konkrétního druhu kořisti (McArdle a Lawton 1979). Možným důvodem této selektivity je snaha vyhnout se vnitrodruhové kompetici (McArdle a Lawton 1979).

Nejdeálnějším regulátorem v ekosystému by podle Darnella (1970) byl druh omnivorní, který by se zaměřil na jakýkoliv dostupný zdroj potravy. Tedy takový, který by byl schopný se uživit na rostlinné potravě a organických zbytcích a během sezóny bohaté na živočichy by se stal aktivním dravcem. Takové podmínky splňují někteří zástupci čeledi Corixidae, převážně rod *Sigara*, jehož zástupci se živí širokým spektrem potravy živočišné i rostlinné (Hädicke et al. 2017).

6.1 Druh kořisti

Druh přijímané potravy bývá u vodních ploštic nejčastěji zkoumán pozorováním potravního chování a počítáním kořisti, která zbyde po určitém časovém úseku v pokusné nádobě. V takových experimentech si ovšem nemůžeme být jisti, že chybějící kořist byla skutečně zkonsumována, mohlo dojít k úhynu a rozložení jedinců kořisti. Přesnější metodou je

pozorování obsahu střev jedinců použitých v experimentu, nebo ulovených ve volné přírodě. Tato metoda bohužel není u ploštic, které přijímají tekutou potravu, dostatečně informativní. Ideálním způsobem pro identifikaci kořisti této skupiny je využití molekulárních metod. Bohužel ale pro určení druhu potravy pomocí DNA analýzy nebyly vyvinuty specifické markery (Klecka 2014). Vysoký potenciál v tomto směru výzkumu by mohla mít environmentální DNA. Dříve se jednalo o velmi drahou metodu, ale v současné době se ceny sekvenace snižují. Tato metoda by mohla pomoci jak ve výzkumu složení potravy, tak následně i při porozumění složitým potravním sítím (Yoccoz 2012).

Vzhledem k tomu, že v infrařádu Nepomorpha nacházíme dravce převážně neselektivní, tvoří jejich kořist široká škála živočichů. Jedná se většinou o vodní larvy hmyzu, či drobné živočichy, jako jsou korýši a nitěnky. Zástupci čeledi Notonectidae se orientují na jakékoliv živočichy, které jsou schopni chytit. Může se jednat jak o vodní, tak i terestrický hmyz zachycený na hladině. U druhu *Notonecta glauca* záleží na stáří daného jedince. Mladší vývojová stadia se drží spíše u hladiny, takže preferují hmyz z této oblasti, například komáří larvy. Dospělci se pak přemisťují ke dnu a loví zde (Hutchinson 1993). *Notonecta maculata* je schopná silně redukovat planktonní živočichy žijící ve volné vodě, jako jsou larvy komárů, pakomárů, dvoukřídlého hmyzu a jepic. Menší druhy, které se vyskytují u dna, nevyhledává (Blaustein 1998). Jeden z nejhojnějších predátorů stojaté vody, *Sigara striata*, se zaměřuje na pakomáry. Přestože je známá jako druh, který se živí převážně řasami, byly v jejích střevech nalezeny i zbytky živočišné kořisti (Klecka 2014). Čistě dravé Klešťanky, tedy zástupci podčeledi Cymatiinae, jsou schopni lovit drobné korýše, nitěnky, larvy jepic, pakomárů, dvoukřídlého hmyzu a dalších (Hädicke et al. 2017). Larev dvoukřídlého hmyzu se nebojí ani zástupci z čeledi Pleidae, přestože nejsou moc velcí. Většinou jsou ale jejich potravou spíše drobní korýši – lasturnatky, perloočky a klanonožci (Papáček 2001). Mezi neselektivní predátory patří i *Aphelocheirus aestivalis*, na jehož potravní preference byla provedena studie v roce 1996. Jejím výsledkem sice bylo upřednostňování konkrétních druhů kořisti, ale to bylo způsobeno pouze prostorem, kde *Aphelocheirus* standardně loví. Místem, kde vyhledává potravu, je dno tekoucích vod, a proto jeho kořisti byly hlavně larvy jepic rodu *Ephemerella* a *Baetis*, které se zde pohybují (Lemb a Maier 1996).

Dobrým důkazem neselektivního výběru kořisti u *Notonecta glauca* jsou její útoky na potěr štiky obecné. Na jaře patří *N. glauca* mezi nejpočetnější dravé bezobratlé, a právě v tomto období se štiky líhnou. Za normálních okolností rybí potěr netvoří součást jejího jídelníčku, ale protože je v tuto dobu hojný, *Notonecta* se na něj orientuje. Je schopná zaútočit na plůdky větší

než 3 cm, protože má silné přední nohy, kterými může kořist chytit. O rybí plůdky se na jaře zajímá i *Ilyocoris cimicoides*, další dravá ploštice, která loví ve volné vodě. Ta si troufá pouze na rybky do velikosti 2 cm, protože její lapavé přední nohy nejsou uzpůsobené k chytání větší kořisti (Le Louran a Cloarec 1997).

Vzhledem k tomu, že se dravé ploštice neorientují na specifickou kořist, dost často útočí i na zástupce z vlastních řad. Vnitrodruhová predace je jednou z hlavních příčin mortality většiny druhů. Může docházet k vymýcení velké části, nebo dokonce veškeré populace. Většinou starší a větší vývojová stádia útočí na mladší a menší. Důvodů, proč k tomuto jevu dochází, je hned několik. Základní výhodou kanibalismu je získání energeticky a nutričně bohaté potravy. Navíc jedinci stejného druhu jsou v okolí obvykle hojnější, a proto se stávají potravou, stejně tak v případě nedostatku jiné kořisti. Může docházet i k zabíjení jedinců stejného druhu a pohlaví z důvodu kompetiční výhody v boji o partnera (Polis 1991). Časté jsou taky útoky na mladší vývojová stádia. Takové chování bylo zaznamenáno u rodu *Notonecta* jak proti zástupcům z čeledi Corixidae, tak i proti své vlastní čeledi. Čím větší byl velikostní rozdíl mezi znakoplavkou a její potenciální kořistí z vlastních řad, tím více se stávala jejím cílem (Streams 1992). V padesáti procentech případů se jednalo o nejmladší vývojové stádium (Polis 1991). I mezi jedinci z čeledi Corixidae existuje kanibalismus. Například u druhu *Arctocorisa carinata*, kde byla pozorována predace dospělců a starších larev na nejmenších vývojových stádiích. Možností, jak se tomuto fenoménu vyhnout, je využívání různých habitatů v rámci vodního prostředí. Corixidae se ale naučili bránit predaci od sobě příbuzných pomocí chování. Na rozdíl od kořisti, kterou dospělci loví, se pohybují rychleji a častěji mění své stanoviště (Pajunen a Ukkonen 1987). U *Arctocorisa carinata* byl pozorován taktéž kanibalismus vajíček. Dochází k němu pouze u samic, které jsou právě v procesu kladení. Důvod, proč k tomu dochází, je bohužel neznámý (Pajunen a Pajunen 1991).

6.2 Vliv na populace kořisti

Vliv dravých ploštic na populace kořisti bychom mohli obecně rozdělit z několika různých hledisek. Predátory je důležité rozlišit podle oblasti, kde loví, tedy na litorální a pelagické. Litorální druhy jsou spíše méně aktivní lovci, kteří si svou kořist vybírají pasivně. Typickými vyčkávajícími lovci jsou zástupci z čeledi Nepidae (Peták et al. 2015). Z čeledi Notonectidae by to mohla být *Notonecta glauca*, která většinu času tráví mezi rostlinami, kde také loví svou kořist (Walton 1943). Hädicke et al. (2017) řadí i rod *Cymatia* z čeledi Corixidae mezi litorální predátory. Naopak Walton (1943) je považuje za velmi dravé a destruktivní predátory otevřené vody, tedy pelagiálu. Popisuje, že aktivně vyplouvají ze svého úkrytu a hojně loví. Dalším

typicky pelagickým druhem predátora je *Glaenocorisa propinqua*, ovšem pouze v habitatech bez výskytu ryb. Pro detekci kořisti využívá převážně zrak a je schopná se při lovu potopit až do hloubky několika metrů. Díky své aktivitě ve vodním sloupci je *G. propinqua* schopná lovit široce rozptýlenou kořist a výrazně tak ovlivňuje složení planktonního společenstva. Tato klešťanka využívá velmi široké spektrum kořisti a je schopná se živit jak vodním hmyzem, tak drobnými korýši. (Nyman et al. 1985).

Druhým důležitým hlediskem je velikost predátora, respektive v jakém vývojovém stádiu se predátor nachází. U jednotlivých vývojových stádií bychom našli rozdíly mezi délkou času potřebného pro vyhledávání kořisti a mezi počtem útoků. U druhu *Notonecta glauca* byla na toto téma provedena studie se zajímavými výsledky. Bylo zjištěno, že si mladší vývojová stádia vybírají menší kořist (v tomto případě perloočky rodu *Daphnia*) a dospělci naopak větší. S růstem predátora dochází ke komplexní změně v počtu útoků na kořist. Výsledky byly očekávatelné, obecně lze shrnout, že čím je predátor větší, tím méně času potřebuje při hledání menší kořisti, ovšem s určitou limitací. Tedy že příliš malou kořist bude naopak vyhledávat dlouho. Stejně tak počet útoků stoupal s růstem predátora, ovšem s klesající velikostí kořisti. Výjimku však tvoří 4. a 5. vývojové stádium, které byly schopné lovit všechny druhy kořisti, menší i větší. Toto chování je zřejmě způsobeno potřebou rychlého růstu na rozdíl od již dospělých jedinců (McArdle a Lawton 1979).

V rybníčcích bez přítomnosti ryb byl dokonce sledován vliv predátorů na chování planktonního společenstva. Planktonní živočichové totiž omezují svou migraci tehdy, jsou-li na hladině přítomní jejich predátoři, tedy vodní ploštice (Gilbert a Hampton 2001). V pokusu Herwiga a Schindlera byli hmyzí predátoři odstraněni a bylo zjištěno, že ovlivňují pohyb i velikost planktonních živočichů v nádrži. Po odstranění predátorů se totiž zvýšila vertikální migrace těchto živočichů, vzrostla jejich velikost a došlo i ke zvýšení jejich celkového počtu (Herwig a Schindler 1996).

6.3 Nepomorpha jako vrcholoví predátoři

Ve velkých vodních tělesech jsou klíčovými predátory obvykle obratlovci, hlavně ryby. Ty mají hlavní vliv na ekosystém, hlavně na druhové a velikostní složení dalších živočichů. V přítomnosti ryb běžně dochází k růstu populací menších planktonních živočichů, a naopak k poklesu větších bezobratlých. Ti jsou totiž pro ryby, predátory orientující se převážně zrakem, nápadnou kořistí (Nyman et al. 1985). Ovšem v případě, že ryby ve vodě chybí, dochází

k extrémní nárůstu vodního hmyzu včetně ploštic, které mohou převzít roli klíčových predátorů (Peták et al. 2015).

K tomuto jevu může docházet například v jezerech postižených antropogenní acidifikací. Vliv kyselých srážek se pak může projevit na složení ekosystému a u horských jezer se tomu tak děje kvůli horninovému složení podloží a velkému úhrnu srážek (Hrdličková 2014). Vlivem acidifikace dochází ke snížení počtu populací všech skupin živočichů, ale hlavním důsledkem je vymizení ryb, které jsou na chemické změny prostředí citlivé (Stenson 1985). Naopak populace vodního hmyzu mohou stoupat (Stenson et al. 1993). Právě v těchto jezerech, kde je pH stabilně nízké a nepřekračuje hodnotu 5, může roli vrcholových predátorů přejímat hmyz včetně vodních ploštic (Wærvågen a Nilssen 2003). Mezi druhy, které nejsou příliš schopné koexistovat s rybami, ale v acidifikovaných jezerech jsou velmi hojné, bychom mohli zařadit *Cymatia bansdorfii*, či *Arctocorisa germari*. Dále se v takových jezerech mohou vyskytovat i jiné druhy, například *Sigara semistriata*, nebo *Corixa dentipes*, případně *Notonecta* sp. (Stenson 1985), avšak ty jsou méně zastoupené. Nejhojnějším a procentuálně nejvíce zastoupeným druhem acidifikovaných jezer je *Glaenocorisa propinqua* s výskytem až 90 % (Henrikson a Oscarson 1985). Jedná se o druh běžně obývajících kyselá jezera severských zemí (Henrikson a Oscarson 1978; Wollmann 2000), ale našli bychom ji i v českých horských jezerech s lesnatým povodím (Soldán et al. 2012). Za normálních okolností, tedy za přítomnosti ryb, není schopná si vytvořit stálé populace. Rybími predátory může být silně potlačena, až téměř eliminována (Henrikson a Oscarson 1978). Důvodem silné predace na tomto druhu bude nejspíš její velká aktivita při lovu. Stává se tak velmi nápadnou kořistí (Henrikson a Oscarson 1985).

Další oblastí, kde se nevyskytují ryby, jsou dočasné vody, které se plní vodou jen na určitou dobu (Williams 1996). Důležitou vlastností druhů žijících v takových podmínkách je schopnost rychlé kolonizace a také rychlá migrace v případě, že dojde k opětovnému vysychání. Kromě jiných druhů hmyzu může jít i o sladkovodní ploštice, ze kterých se zde stávají hlavní predátoři. (Williams 1996). K migraci jedinců ze skupiny ploštic dochází převážně v jarním období. Mezi tyto pionýrské druhy můžeme zařadit například *Sigara nigrolineata*. Dalšími druhy, které později osidlují takovéto habitaty, mohou být *Sigara lateralis* či *Corixa punctata*. Složení nově vzniklé populace ovšem velmi záleží na tom, jaké druhy se vyskytují ve vodách v blízkém okolí (Brown 1951). Podobným typem habitatu, jako jsou dočasné malé vodní útvary, mohou být také jezírka vznikající na skalnatém terénu po naplnění dešťovou vodou. Běžnými obyvateli

takových habitatů jsou *Arctocorisa carinata* a *Callicorixa producta* (Pajunen a Ukkonen 1987; Ranta a Espo 1989).

Nakonec jsou ale v nově vytvořených, umělých nebo přirozených, vodních tělesech první kolonizátoři nahrazeni jinými, kompetičně silnějšími druhy, hlavně z řad vodních brouků (Coleoptera) (Bloechl et al. 2010). Navíc je v České republice většina stojatých vod obhospodařována člověkem, který zde vysazuje ryby. Vodní ploštice jsou jimi omezovány a některé druhy se mohou stát dokonce ohroženými, například *Corixa panzeri* (Straka et al. 2009).

Závěr

Mezi čeledi vodních ploštic (Nepomorpha), které se vyskytují v České republice, patří Aphelocheiridae, Corixidae, Naucoridae, Nepidae, Notonectidae a Pleidae. V historii nebyly vztahy těchto čeledí jasné, ale dnes je infrařád Nepomorpha považován za monofyletický. V tomto určení hrály významnou roli studie, které kombinovaly morfologické a genetické znaky.

Vodní ploštice využívají různé strategie získávání potravy, přičemž nejčastější je predace. Predace zřejmě byla ancestrálním způsobem obživy vodních ploštic, přestože o tom někteří autoři mají pochybnosti, vzhledem k tomu, že většina jim příbuzných skupin se živí fytofágně. Dravce najdeme ve všech výše zmiňovaných čeledích. Výjimkou je čeleď Corixidae, jejíž zástupci se mohou živit i fytofágně nebo omnivorně.

U vodních ploštic došlo k adaptacím na různé způsoby obživy. U zástupců všech čeledí nacházíme modifikované bodavě-savé ústní ústrojí. Maxily a mandibuly tohoto ústního ústrojí jsou prodloužené ve stylety, jsou podepřené labiem a stabilizované labrem. Díky těmto modifikacím mohou zástupci všech čeledí vodních ploštic trávit svou potravu mimotělně. Uvnitř styletů vedou dva kanály, jedním jsou vypouštěny sliny a trávicí enzymy do těla oběti a druhým je pak nasávána potrava. Výjimečnou morfologií ústního ústrojí můžeme nalézt u čeledi Corixidae, jejíž zástupci mají rostrum zkrácené a skrz stylety vede pouze jeden široký přijímací kanál. Díky tomu mohou přijímat i pevnou potravu na rozdíl od ostatních Nepomorpha. K dalším adaptacím zástupců Nepomorpha došlo u končetin, kde první pár je modifikován tak, aby dobře sloužil při lovu a následném udržení kořisti. U skupin Corixidae, Notonectidae a Naucoridae je navíc třetí pár končetin uzpůsoben k plavání.

Vodní ploštice mají jednu z nejdůležitějších rolí ve sladkovodních ekosystémech. Jedná se o velmi významné predátory, kteří jsou schopni regulovat populace své kořisti. Nejčastější kořistí predátorů z infrařádu Nepomorpha jsou larvy dvoukřídlého hmyzu, komárů nebo jepic, dále drobní korýši jako perloočky, lasturnatky nebo klanonožci. V některých čeledích se můžeme setkat i s kanibalismem. Nepomorpha se mohou stát dokonce vrcholovými predátory. K tomu dochází ve vodních tělesech, kde nejsou přítomné ryby. Mohou to být například periodické nádrže a jezera, nebo jezera ovlivněná antropogenní acidifikací.

Použitá Literatura

- AMRAPALA, Chutarpon, Duangkhae SITTHICHAROENCHAI, Usavadee THAVARA, Apiwat TAWATSIN a Titiya CHITTIHUNSA, 2009. Feeding Ability of *Micronecta grisea* Nymphal Instars and Adults on Third Instar *Aedes aegypti* Larvae. *The Natural History Journal of Chulalongkorn University*. **9**(2), 189–200.
- ANDERSEN, Nils Moller, 1995. Phylogeny and classification of aquatic bugs (Heteroptera, Nepomorpha). An essay review of Mahner's „Systema Cryptoceratum Phylogenicum". *Entomologica Scandinavica*. **26**(2), 159–166.
- BAKONYI, Gábor, 1978. Contribution to the knowledge of the feeding habits of some water boatmen: *Sigara* spp. (Heteroptera: Corixidae). *Folia Entomologica Hungarica*. **31**(2), 19–24.
- BETTS, C. R., 1986. The kinematics of Heteroptera in free flight. *Journal of Zoology*. **1**, 303–315.
- BEUTLER, Ruth a Andreas FRUTIGER, 1988. On the ecology of *Aphelocheirus aestivalis* Fabr. (Heteroptera: Aphelocheiridae) in a lake outlet stream. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*. **23**, 2152–2155.
- BLAUSTEIN, Leon, 1998. Influence of the predatory backswimmer, *Notonecta maculata*, on invertebrate community structure. *Ecological Entomology*. **23**(3), 246–252.
- BLOECHL, Armin, Stefan KOENEMANN, Barbara PHILIPPI a Albert MELBER, 2010. Abundance, diversity and succession of aquatic Coleoptera and Heteroptera in a cluster of artificial ponds in the North German Lowlands. *Limnologica*. B.m.: Elsevier, **40**, 215–225.
- BROWN, E. S., 1951. The relation between migration-rate and type of habitat in aquatic insects, with special reference to certain species of Corixidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*. **121**, 539–545.
- BROZEK, Jolanta, 2013a. A comparison of external and internal maxilla and mandible morphology of water bugs (Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha). *Zootaxa*. **3635**(4), 340–378.
- BROZEK, Jolanta, 2013b. Comparative analysis and systematic mapping of the labial sensilla in the nepomorpha (Heteroptera: Insecta). *The Scientific World Journal*. **2013**, 44.
- BROZEK, Jolanta, 2013c. Deliberations on the external morphology and modification of the labial segments in the Nepomorpha (Heteroptera: Insecta) with notes on the phylogenetic characteristics. *The Scientific World Journal*. **2013**, 49.
- BROZEK, Jolanta, 2014a. External Traces of Segmentation of the Labium in the Corixoidea (Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha). *Zoological science*. **31**(7), 445–453.
- BROZEK, Jolanta, 2014b. Phylogenetic signals from Nepomorpha (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) mouthparts: Stylets bundle, sense organs, and labial segments. *The Scientific World Journal*. **2014**, 30.
- BROZEK, Jolanta a Aleksander HERCZEK, 2004. Internal Structure of the Mouthparts of True Bugs (Hemiptera: Heteroptera). *Polskie Pismo Entomologiczne (Polish Journal of Entomology)*. **73**, 79–106.

CARBONELL, José Antonio, Cayetano GUTIÉRREZ-CÁNOVAS, Daniel BRUNO, Pedro ABELLÁN, Josefa VELASCO a Andrés MILLÁN, 2011. Ecological factors determining the distribution and assemblages of the aquatic Hemiptera (Gerromorpha & Nepomorpha) in the Segura River basin (Spain). *Limnetica*. **30**(1), 59–70.

CHAPMAN, R. F., 1998. *The Insects: Structure and Function*. 4. vyd. Cambridge: Cambridge University Press.

CLOAREC, B Y A N N, 1986. Distance and Size DIscrimination in a Wter Stick Insect, *Ranatra linearis* (Heteroptera). *Journal of Experimental Biology*. **120**, 59–77.

COBBEN, Rene Hubert, 1968. *Evolutionary Trends in Heteroptera. Part I: Eggs, Architure of the Shell, Gross Embryology, and Eclosion*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.

COBBEN, Rene Hubert, 1978. *Evolutionary Trends in Heteroptera: Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies*. Wageningen: Veenman and Zonen.

COHEN, Allen Carson, 1998. Solid to Liquid Feeding: The Inside(s) Story of Extra-Oral Digestion in Predaceous Arthropoda. *American Entomologist*. **44**(2), 103–117.

COOK, R. M. a B. J. COCKRELL, 1978. Predator Ingestion Rate and its Bearing on Feeding Time and the Theory of Optimal Diets. *Journal of Animal Ecology*. **47**(2), 529–547.

COULIANOS, Carl-Cedric, J. OKLAND a K. A. OKLAND, 2008. Norwegian Aquatic bugs. Distribution and ecology (Hemiptera-Heteroptera: Gerromorpha and Nepomorpha). *Norwegian Journal of Entomology*. **55**, 179–222.

DARNELL, Rezneat M., 1970. Evolution and the ecosystem. *American Zoologist*. **10**(1), 9–15.

EITAM, Avi a Leon BLAUSTEIN, 2010. Effects of predator density and duration of predator occupancy on crustacean abundance and diversity in experimental pools. *Hydrobiologia*. **652**, 269–276.

FRANTSEVICH, Leonid, 1998. The coxal articulation of the insect striking leg: A comparative study. *Journal of Morphology*. **236**(2), 127–138.

GILBERT, John J. a Stephanie E. HAMPTON, 2001. Diel vertical migrations of zooplankton in a shallow, fishshless pond: a possible avoidance-response cascade induced by notonectids. *Freshwater biology*. **46**, 611–621.

GILLER, Paul S., 1980. The Control of Handling Time and its Effects on the Foraging Strategy of a Heteropteran Predator, Notonecta. *Journal of Animal Ecology*. **49**(3), 699–712.

GILLER, Paul S. a Stuart MCNEILL, 1981. Predation Strategies , Resource Partitioning and Habitat Selection in Notonecta (Hemiptera/Heteroptera). *Journal of Animal Ecology*. **50**(3), 789–808.

GITTELMAN, Steven H., 1974. Locomotion and Predatory Strategy in Backswimmers (Hemiptera: Notonectidae). *The American Midland Naturalist*. **92**(2), 496–500.

GOODCHILD, A. J. P., 1966. Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. *Biological reviews*. **41**(1), 97–140.

- GORB, Stanislav N., 1995. Design of the predatory legs of water bugs (Hemiptera: Nepidae, Naucoridae, Notonectidae, Gerridae). *Journal of Morphology*. **223**(3), 289–302.
- GRASSÉ, Pierre Paul, 1951. *Tome X, Insectes supérieurs et Hémiptéroïdes*. Traité de Zoologie. Paris: Maisson et Cie.
- HÄDICKE, Christian W., 2012. Die Mundwerkzeuge der Corixoidea (Heteroptera: Nepomorpha) und deren Evolution. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*. **18**, 99.
- HÄDICKE, Christian W., Dávid RÉDEI a Petr KMENT, 2017. The diversity of feeding habits recorded for water boatmen (Heteroptera: Corixoidea) world-wide with implications for evaluating information on the diet of aquatic insects. *European journal of entomology*. **114**, 147–159.
- HAMILTON, Marion A., 1931b. The Morphology of the Water Scorpion *Nepa cinerea*, Linn. (Rhynchota, Heteroptera.). *Proceedings of the Zoological Society of London*. **101**(3), 1067–1136.
- HEBSGAARD, Martin B., Nils Moller ANDERSEN a Jakob DAMGAARD, 2004. Phylogeny of the true water bugs (Nepomorpha: Hemiptera–Heteroptera) based on 16S and 28S rDNA and morphology. *Systematic Entomology*. **29**, 488–508.
- HENRIKSON, Lennart a Hans G. OSCARSON, 1978. Fish Predation Limiting Abundance and Distribution of *Glaenocoris* p . propinqua. *Oikos*. **31**(1), 102–105.
- HENRIKSON, Lennart a Hans G OSCARSON, 1985. Waterbugs (Corixidae, Hemiptera–Heteroptera) in acidified lakes: Habitat selection and adaptations. *Ecological Bulletins*. **37**, 232–238.
- HENRY, Thomas J., 2009. Biodiversity of Heteroptera. In: Robert G. FOOTIT a Peter H. ADLER, ed. *Insect biodiversity: science and society*. UK: Blackwell Publishing, Wiley and Sons. s. 223–263.
- HERWIG, Brian R a Daniel E SCHINDLER, 1996. Effects of aquatic insect predators on zooplankton in fishless ponds. *Hydrobiologia*. **324**, 141–147.
- HUA, Jimeng, Ming LI, Pengzhi DONG, Ying CUI, Qiang XIE a Wenjun BU, 2009. Phylogenetic analysis of the true water bugs (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha): Evidence from mitochondrial genomes. *BMC Evolutionary Biology*. **9**, 1–11.
- HUNGERFORD, H. B., 1917. Food habits of corixids. *Journal of the New York Entomological Society*. **25**(1), 1–5.
- HUNGERFORD, H. B., 1919. *The Biology and Ecology of Aquatic and Semiaquatic Hemiptera*. Lawrence: University of Kansas Publications.
- HUNGERFORD, H. B., 1948. *The Corixidae of the Western Hemisphere (Hemiptera)*. Lawrence: University of Kansas Publications.
- HUTCHINSON, G. E., 1993. *A Treatise on Limnology. Vol. IV. The Zoobenthos*. New York: John Wiley & Sons.

- JANSSON, Antti, 1969. Identification of larval Corixidae (Heteroptera) of Northern Europe. *Annales Zoologici Fennici*. **6**(3), 289–312.
- JANSSON, Antti, 1973. Stridulation and Its Significance in the Genus *Cenocorixa* (Hemiptera, Corixidae). *Behaviour*. **46**(1), 1–36.
- JANSSON, Antti a G. G. E. SCUDDEN, 1972. Corixidae (Hemiptera) as Predators: Rearing on Frozen Brine Shrimp. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*. **69**, 44–45.
- KLECKA, Jan, 2014. The role of a water bug, *Sigara striata*, in freshwater food webs. *PeerJ*. **2**, 16.
- KLECKA, Jan a David S. BOUKAL, 2012. Who eats whom in a pool? a comparative study of prey selectivity by predatory aquatic insects. *PLoS ONE*. **7**(6), 13.
- LARSÉN, Ossian, 1970. The flight organs of *Ilyocoris cimicoides* L. (Hem., Naucoridae). *Entomologica Scandinavica*. **1**, 227–235.
- LE LOURAN, H. a A. CLOAREC, 1997. Insect predation on pike fry. *Journal of Fish Biology*. **50**, 366–370.
- LEMB, Marcus a Gerhard MAIER, 1996. Prey Selection by the Water Bug *Aphelocheirus aestivalis* FAB. (Heteroptera: Aphelocheiridae). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. **81**(3), 481–490.
- LI, Hu, John M. LEAVENGOOD, Eric G. CHAPMAN, Daniel BURKHARDT, Fan SONG, Pei JIANG, Jinpeng LIU, Xuguo ZHOU a Wanzhi CAI, 2017. Mitochondrial phylogenomics of Hemiptera reveals adaptive innovations driving the diversification of true bugs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **284**(1862), 10.
- LI, Teng, Jimeng HUA, April M. WRIGHT, Ying CUI, Qiang XIE, Wenjun BU a David M. HILLIS, 2014. Long-branch attraction and the phylogeny of true water bugs (Hemiptera: Nepomorpha) as estimated from mitochondrial genomes. *BMC Evolutionary Biology*. **14**(99), 12.
- LOCK, Koen, Tim ADRIAENS, Frank VAN DE MEUTTER a Peter GOETHALS, 2013. Effect of water quality on waterbugs (Hemiptera: Gerromorpha & Nepomorpha) in Flanders (Belgium): results from a large-scale field survey. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*. **49**(2), 121–128.
- MAHNER, Martin, 1993. *Systema cryptoceratorum phylogenicum (Insecta, Heteroptera)*. Berlin: Freie Universität Berlin
- MCARDLE, B. H. a J. H. LAWTON, 1979. Effects of prey-size and predator-instar on the predation of *Daphnia* by *Notonecta*. *Ecological Entomology*. **4**, 267–275.
- MURDOCH, William W. a Mary Ann SCOTT, 1983. Selective predation by the backswimmer, *Notonecta*. *Limnology and Oceanography*. **28**(2), 352–366.
- NIESER, N. a P.-P. CHEN, 2006. Two new genera and a new subfamily of Micronectidae (Heteroptera, Nepomorpha) from Brazil. *Denisia*. **50**(19), 523–534.
- NIESER, Nico, 2002. Guide to Aquatic Heteroptera of Singapore and Peninsular Malaysia. IV. Corixoidea. *The Raffles Bulletin of Zoology*. **50**(1), 263–274.

NYMAN, Hans G., Hans G. OSCARSON a Jan A. E. STENSON, 1985. Impact of invertebrate predators on the zooplankton composition in acid forest lakes. *Ecological Bulletins*. **37**(37), 239–243.

OSCARSON, Hans G, 1987. Habitat Segregation in a Water Boatman (Corixidae) Assemblage: The Role of Predation. *Oikos*. **49**(2), 133–140.

PAJUNEN, V. Ilmari a Irmeli PAJUNEN, 1991. Oviposition and Egg Cannibalism in Rock-Pool Corixids (Hemiptera: Corixidae). *Oikos*. **60**, 83–90.

PAJUNEN, V. Ilmari a Mirja UKKONEN, 1987. Intra- and interspecific predation in rock-pool corixids (Hemiptera, Corixidae). *Annales Zoologici Fennici*. **24**, 295–304.

PAPÁČEK, M., 2001. Small aquatic and ripicolous bugs (Heteroptera: Nepomorpha) as predators and prey: The question of economic importance. *European Journal of Entomology*. **98**, 1–12.

PARSONS, Margaret C., 1966. Labial skeleton and musculature of the Hydrocorisae (Heteroptera). *Canadian Journal of Zoology*. **44**, 1051–1084.

PETÁK, Eszter, Tibor ERŐS a Gábor BAKONYI, 2015. Habitat use and movement activity of two common predatory water bug species, *Nepa cinerea* L., 1758 and *Ilyocoris cimicoides* (L., 1758) (Hemiptera: Nepomorpha): field and laboratory observations. *Aquatic Insects*. **36**(3–4), 231–243.

POISSON, Raymond, 1957. *Hétéroptères aquatiques*. Paris: Paul Lechevalier

POLHEMUS, John T. a Dan A. POLHEMUS, 2008. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*. **595**, 379–391.

POLIS, Gary A., 1991. The Evolution and Dynamics of Intraspecific Predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **12**, 225–251.

POPHAM, Edward J., 1952. A preliminary investigation into the locomotion of aquatic Hemiptera and Coleoptera. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology*. **27**(10–12), 117–119.

POPHAM, Edward J., M. Tiefert BRYANT a Alan A. SAVAGE, 1984. The role of front legs of british corixid bugs in feeding and mating. *Journal of Natural History*. **18**(3), 445–464.

POPHAM, Edward J, 1960. On The Respiration of Aquatic Hemiptera Heteroptera With Special Reference to The Corixidae. *Journal of Zoology*. **135**(2), 209–242.

PROTIĆ, Liljana, 2011. *Heteroptera*. Bělehrad: DMD.

PUCHKOVA, L. V., 1979. Adaptive features of leg structure in the Heteroptera. *Entomological review*. **57**, 272–283.

RANTA, Esa a Juha ESPO, 1989. Predation by the rock-pool insects *Arctocorisa carinata*, *Callicorixa producta* (Het. Corixidae) and *Potamonectes griseostriatus* (Col. Dytiscidae). *Annales Zoologici Fennici*. **26**, 53–60.

REYNOLDS, Julian D., 1975. *Feeding in corixids (Heteroptera) of small alkaline lakes in central B. C.* 1975.

- ROUBAL, Jan, 1957. *Monografie českých klešťanek (Corixidae)*. Matematika.
- SCHUH, Randall T. a James A. SLATER, 1995. *The True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History*. Ithaca: Cornell University Press.
- SLACK, H. D., 1947. Feeding Mechanism of Water-Bugs. *Nature*. **159**(4044), 605.
- SOLDÁN, T, J BOJKOVÁ, J VRBA, P BITUŠÍK, Pavel CHVOJKA, Miroslav PAPÁČEK, Jana PELTANOVÁ, Jan SYCHRA a Jolana TÁTOSOVÁ, 2012. Aquatic insects of the Bohemian Forest glacial lakes: Diversity, long-term changes, and influence of acidification. *Silva Gabreta*. **18**(3), 123–283.
- STENSON, Jan A. E., 1985. Biotic Structures and Relations in the Acidified Lake Gårdsjön System: A Synthesis. *Ecological Bulletins*. **37**, 319–326.
- STENSON, Jan A. E., Jan-erik SVENSSON a Gertrud CRONBERG, 1993. Changes and Interactions in the Pelagic Community in Acidified Lakes in Sweden. *Ambio*. **22**(5), 277–282.
- STRAKA, Michal, Petr KMENT, Jan SYCHRA a Jan HELEŠIC, 2009. The proposed Úvalský rybník Nature Monument, an important refuge for wetland insects in South Moravia (Czech Republic): A species inventory of Odonata, Heteroptera and Coleoptera (partim) with the first Czech record of *Corixa panzeri* (Corixidae). *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae*. **94**, 87–116.
- STREAMS, Frederick A., 1992. Intrageneric Predation by Notonecta (Hemiptera: Notonectidae) in the Laboratory and in Nature. *Annals of the Entomological Society of America*. **85**(3), 265–273.
- SUTTON, Muriel F., 1947. Feeding Mechanism of Water-bugs. *Nature*. **160**, 122.
- SUTTON, Muriel F., 1951. On the food, feeding mechanism and alimentary canal of Corixidae (Hemiptera, Heteroptera). *Proceedings of the Zoological Society of London*. **121**, 465–499.
- ŠTYS, Pavel a Antti JANSSEN, 1988. Check-list of recent family-group and genus-group names of Nepomorpha (Heteroptera) of the world. *Acta entomologica Fennica*. **50**.
- THORPE, W. H., 1950. Plastron Respiration in Aquatic Insects. *Biological reviews*. **25**(344–390).
- WÆRVÅGEN, Svein Birger a Jens Petter NILSSEN, 2003. Major changes in pelagic rotifers during natural and forced recovery from acidification. *Hydrobiologia*. **499**, 63–82.
- WALTON, G. A., 1938. The British Species of Micronecta (Corixidae, Hemipt.). *Transactions of the Society for British Entomology*. **5**, 259–270.
- WALTON, G. A., 1943. The Water Bugs (Rhynchota-Hemiptera) of North Somerset. *Transactions of the Society for British Entomology*. **8**, 231–290.
- WEIRAUCH, Christiane, Randall T. SCHUH, Gerasimos CASSIS a Ward C. WHEELER, 2018. Revisiting habitat and lifestyle transitions in Heteroptera (Insecta: Hemiptera): Insights from a combined morphological and molecular phylogeny. *Cladistics*. 1–39.
- WHITE, F. Buchanan, 1873. Notes on *Corixa*. *Entomologist's monthly magazine*. **10**, 75–80.

- WIESE, Konrad, 1974. The Mechanoreceptive System of Prey Localization in Notonecta. II. The Principle of Prey Localization. *Journal of Comparative Physiology*. **92**, 317–325.
- WILLIAMS, D. Dudley, 1996. Environmental Constraints in Temporary Fresh Waters and Their Consequences for the Insect Fauna. *Journal of the North American Benthological Society*. **15**(4), 634–650.
- WOLLMANN, K., 2000. Corixidae (Hemiptera, Heteroptera) in acidic mining lakes with $\text{pH} \leq 3$ in Lusatia, Germany. *Hydrobiologia*. **433**, 181–183.
- YOCCOZ, Nigel G, 2012. The future of environmental DNA in ecology. *Molecular Ecology*. **21**, 2031–2038.